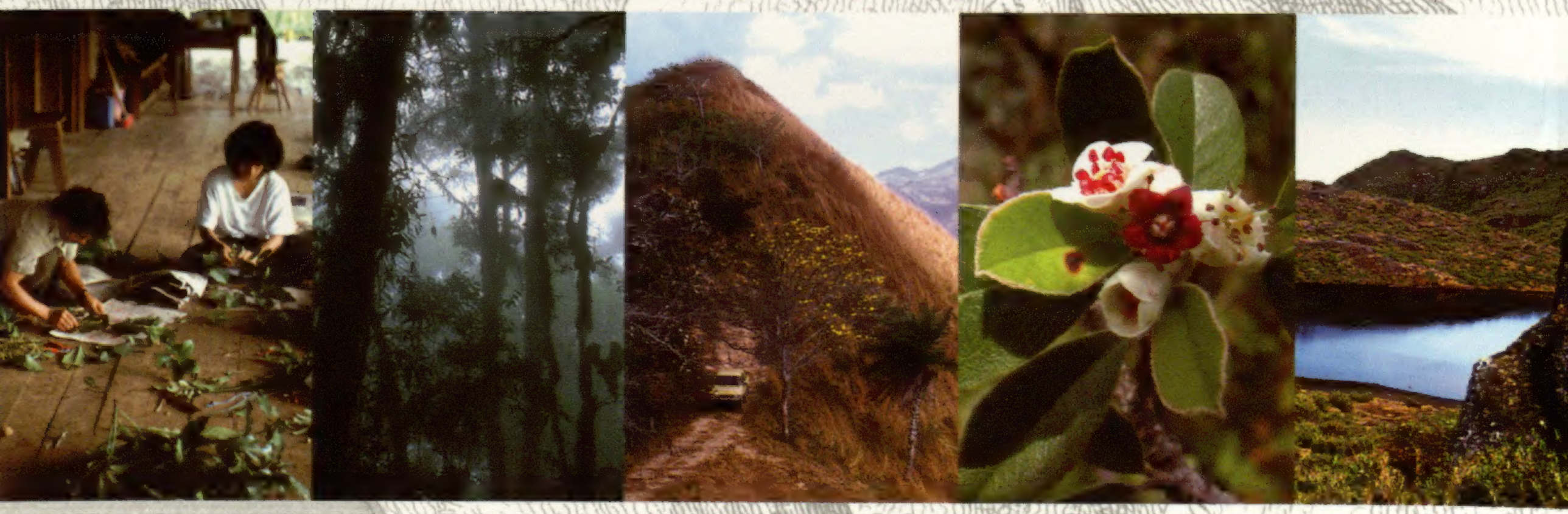
Manual de Plantas de Costa Rica

Volumen I

Introducción



B.E. Hammel, M.H. Grayum, C. Herrera y N. Zamora, editores

El *Manual de plantas de Costa Rica* es una guía ilustrada y concisa de todas las especies de plantas con semillas, nativas o naturalizadas, de este país. También incluye las especies exóticas cultivadas, de mayor importancia comercial. Costa Rica está situada en el centro del istmo centroamericano, entre Nicaragua y Panamá. Por lo tanto, representa un puente biológico, densamente rico en especies e historia geológica, entre Sur y Norte America. Esta obra es la primera presentación completa de la flora de Costa Rica en idioma español, y consta de varios volúmenes. El tercero en publicarse es este Volumen I, la introducción general a la obra.

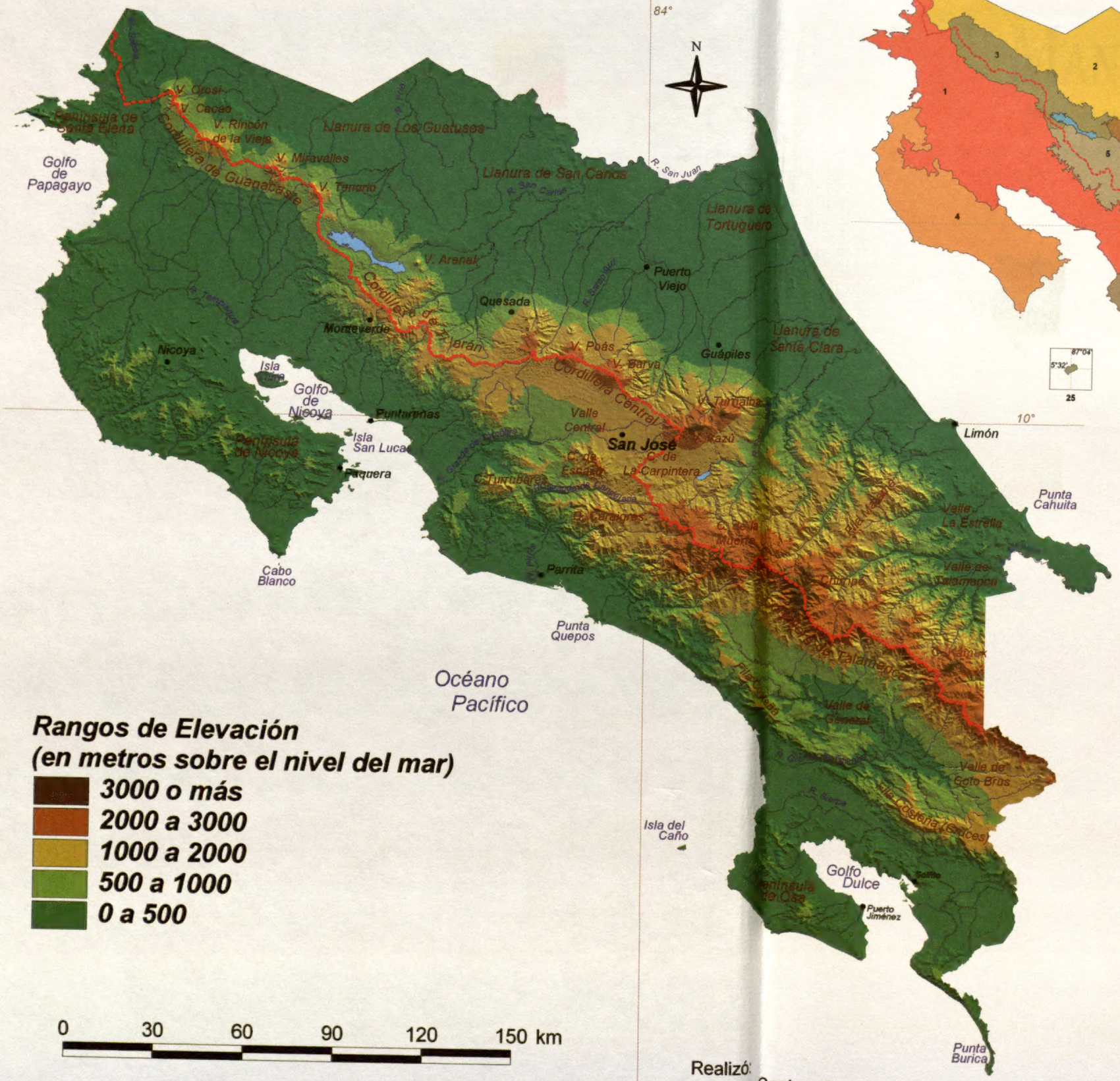
Volumen I. Introducción

Este volumen abarca cinco capítulos que tratan sobre la historia de la exploración botánica en Costa Rica, los aspectos físicos del país, la vegetación (su descripción, distribución y análisis), las novedades botánicas descubiertas durante los últimos 15 años y una explicación detallada del formato de los volúmenes de tratamientos. Al final se incluye una lista completa de la literatura citada y un apéndice de todos los nombres científicos usados. La mayoría de los capítulos estan ilustrados con aproximadamente 90 fotos en blanco y negro de botánicos, paisajes y plantas. También se incluyen ocho páginas de fotos a color.

Barry Hammel es curador del Missouri Botanical Garden. Ha trabajado para esa institución desde 1984, aunque desde 1989 labora en las oficinas del INBio, en Costa Rica. Michael Grayum es curador del Missouri Botanical Garden, desde 1984. Residió en Costa Rica de 1984 a 1990, y actualmente vive en Missouri. Cecilia Herrera ha sido la asistente principal del Proyecto del Manual desde su inicio oficial en 1987. Nelson Zamora es curador y jefe del departamento de botánica en el INBio, y también se ha visto involucrado con el proyecto del Manual, prácticamente desde su inicio.

Fotos a color, de izquierda a derecha: Estero Ganado, Península de Osa[1]; *Sarcinanthus utilis (=Asplundia utilis;* Cyclanthaceae)[2]; Alfonso Jiménez[3]; Quebrada Sanguijuela, Parque Nacional Braulio Carrillo; Océano Pacífico, por Península de Santa Elena; Río Salto, llanuras de Guanacaste; región de Turrubares; Reinaldo Aguilar y Petrona Ríos, Estación Pitilla, Cordillera de Guanacaste; Cordillera de Talamanca, por División[4]; Fila Coyolar, por el Río Grande de Candelaria; *Amelanchier denticulata* (Rosaceae); Lago Ditkebi, Cerro Chirripó[5]; Alexander Skutch[6]; Mar Caribe, por Manzanillo de Talamanca. Illustración a fondo: detalle de "Tableau physique du plateau central de Costa Rica"[2]. Créditos: [1]Luis González, ©INBio; [2]Oersted, 1863 (*L'Amérique centrale*, F. S. Muhle); [3]William C. Burger; [4]©Stephen Ingram; [5]Evelio Alfaro, ©INBio; [6]Skutch, 1971 (*A naturalist in Costa Rica*, Univ. Florida Press; cortesía Alexander Skutch y Univ. Florida, Gainesville); las otras fotos por Barry Hammel.

R. Reventazon.


84°
N
Península de Santa Elena
Golfo de Papagayo
Cordillera de Guanacaste
V. Orosí
V. Cacao
V. Rincón de la Vieja
V. Miravalles
V. Tenorio
Llanura de Los Guatusos
Llanura de San Carlos
R. San Juan
R. San Carlos
R. Frío
Llanura de Tortuguero
V. Arenal
R. Tenorio
Puerto Viejo
Quesada
Monteverde
Cordillera de Tilarán
R. Sarapiquí
Nicoya
Isla Chira
Golfo de Nicoya
Puntarenas
Península de Nicoya
Isla San Lucas
Paquera
Cabo Blanco
Valle Central
San José
C. de España
C. de La Carpintera
C. Turrubares
V. Poás
V. Barva
Cordillera Central
Guápiles
Llanura de Santa Clara
V. Turrialba
Irazú
Limón
Río Reventazón
Río Pacuare
Punta Cahuita
Valle La Estrella
Valle de Talamanca
Cerro Chirripó
Parrita
Punta Quepos
Océano Pacífico
Cordillera de Talamanca
Fila Costeña
Valle de General
Valle de Coto Brus
Fila Costeña (Fronteriza)
Isla del Caño
Golfo Dulce
Península de Osa
Puerto Jiménez
Punta Burica
0 30 60 90 120 150 km
Rangos de Elevación
(en metros sobre el nivel del mar)
3000 o más
2000 a 3000
1000 a 2000
500 a 1000
0 a 500
Realizó:
Marco Castro - Dic.2002

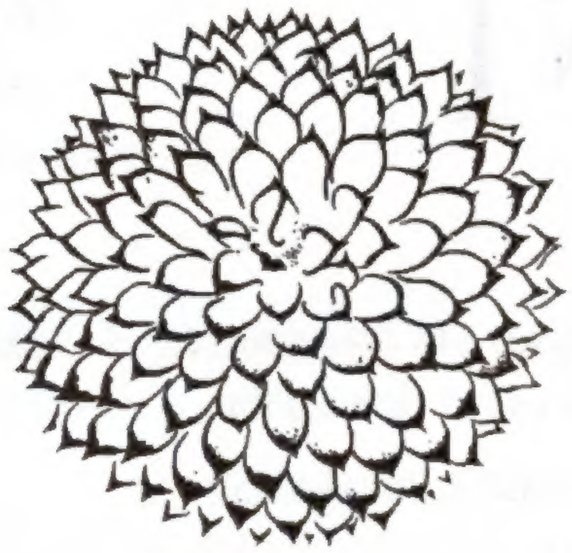
0 70 140 km
84°00'
10°00'
10°
87°04
5°32'
25
Realizó:
Marco Castro - Dic.2002
Regiones Botánicas
1 Llanuras de Guanacaste
2 Llanura de Los Guatusos
3 Cordillera de Guanacaste
4 Península de Nicoya
5 Cordillera de Tilarán
6 Llanuras de San Carlos
7 Cordillera Central
8 Llanuras de Tortuguero/Santa Clara
9 Valle Central Occidental
10 Valle Central Oriental
11 Puriscal-Los Santos
12 Turrubares
13 Tárcoles-Térraba
14 Baja Talamanca
15 Cordillera de Talamanca
16 Filas Chonta y Nara
17 Valle de General
18 Valle de Coto Brus
19 Fila Costeña Norte
20 Fila Costeña Sur
21 Valle de Diquís
22 Península de Osa - Golfito
23 Valle de Coto Colorado
24 Punta Burica
25 Isla del Coco

Manual de Plantas de Costa Rica

En la portada:
Diseño (por Silvia Troyo) basado en la cabezuela de frutos de *Melanthera nivea*.
Fotos que encabezan los capítulos:
p. 1—Cherrie, Pittier, Tonduz (1894), foto de Paynter Bros. Galería, cortesía Adina Conejo; p. 51—Tableau physique du plateau central de Costa Rica, Oersted, A. 1863. *L'Amérique centrale*. F. S. Muhle; p. 91—Parque Nacional Braulio Carrillo (1994); p. 217—*Ticodendron incognitum*, ilustración por Francisco Hodgson; p. 241—página del *Manual*.

REF
QK1
.M833
2004
v.97

Manual de Plantas de Costa Rica



Volumen I

Introducción

B.E. Hammel, M.H. Grayum, C. Herrera y N. Zamora, editores

Silvia Troyo, ilustraciones

Missouri Botanical Garden

INBio
Instituto Nacional de Biodiversidad

Museo Nacional de Costa Rica

Missouri Botanical
Garden Library

Manual de Plantas de Costa Rica

Volumen I

Introducción

ISBN 1-930723-17-2 (entire work)
ISBN 1-930723-24-5 (volume I)
Library of Congress Control Number: 2004106953

Published on 2 August 2004.

Monographs in Systematic Botany
from the Missouri Botanical Garden, Volume 97

ISSN 0161-1542

Scientific Editor and Head, MBG Press: Victoria C. Hollowell
Managing Editor: Amy McPherson
Associate Editor: Diana Gunter
Press Assistant: Kevin Brown
Text Formatter: Barbara Mack

Typesetting: Integrated Publishing Solutions, Grand Rapids, Michigan

Copyright ©2004 by Missouri Botanical Garden Press
P.O. Box 299
St. Louis, Missouri 63166-0299, U.S.A.
All rights reserved.
Printed in U.S.A.
www.mbgpress.org

Muchas personas, tanto costarricenses como extranjeros, han dedicado su vida al estudio de la riqueza biológica que alberga Costa Rica. Lamentablemente, en los últimos tiempos varias de ellas han fallecido, como Adelaida Chaverri, Luis Fournier, Joaquín García Castro y Dora Emilia Mora de Retana, entre otras. La pérdida más reciente es la del Dr. Alexander F. Skutch, botánico, importante recolector de plantas, autor de muchos libros, ornitólogo de renombre mundial e incansable amante de la naturaleza. En su homenaje, le dedicamos este volumen.

In Memoriam

Don Alexander F. Skutch
20 mayo 1904 – 12 mayo 2004

¡Feliz centenario, don Alexander! ¡Y feliz sea este día también para esta su segunda patria, a la que usted ha sabido servir y retribuirle como uno de sus mejores hijos!

Luko Hilje Q. (Biólogo)
Extracto del panegírico que iba a publicarse con ocasión del centenario de Don Alexander Skutch.

Cost Rican biology has been blessed by many fine people, both those born and raised in Costa Rica and those who came to live later in life. Of all these many wonderful people, Don Alejandro will always have a special place. He gave us much knowledge, and he leaves us with many rich memories.

William C. Burger (Botanist)
Extract from a letter responding to the news of the death of Don Alexander Skutch.

CONTENIDO TABLE OF CONTENTS

Prefacio/Preface .....**ix**/ix

Agradecimientos/Acknowledgments .....**xi**/xi

Historia/History **1**/1

La exploración botánica y la florística en Costa Rica/Botanical exploration and floristics in Costa Rica **1**/1

El proyecto del Manual/The Manual project **48**/45

El ambiente físico/The physical environment.....**51**/51

Geografía política/Political geography.....**51**/51

Geografía física/Physical geography **52**/53

Las cordilleras/The cordilleras **54**/55

La vertiente del Caribe/The Caribbean slope **60**/61

La vertiente del Pacífico/The Pacific slope **64**/63

Geología/Geology **66**/67

Rocas mesozoicas y paleógenas/Mesozoic and Paleogene rocks **66**/67

Rocas neógenas/Neogene rocks **70**/69

Rocas cuaternarias/Quaternary rocks.....**72**/73

Suelos/Soils.....**76**/75

Clima y tiempo/Climate and weather.....**80**/79

Vegetación/Vegetation.....**91**/91

Descripción/Description.....**91**/91

Las cordilleras/The cordilleras **104**/103

Vertiente del Caribe(bajuras)/Caribbean slope (lowlands).....**132**/131

Vertiente del Pacífico (bajuras, valles y serranías)/Pacific slope (lowlands, valleys, and minor mountain ranges).....**154**/151

Origen de la flora/Origin of the flora.....**196**/189

Endemismo y diversidad/Endemism and diversity **200**/193

Análisis/Analysis.....**202**/195

Novedades/Novelties **217**/217

Perspectiva general/Overview.....**217**/217

Detallados por regiones/Detailed account by regions **226**/225

Plan del Manual/Plan of the Manual **241**/241

Cobertura geográfica/Geographic coverage.....**241**/241

Cobertura taxonómica/Taxonomic coverage **242**/243

Nombres/Names **242**/243

Autores/Authorities **246**/247

Citas bibliográficas/Literature references.....**248**/249

Sumas de géneros y especies/Genus and species totals.....**248**/249

Claves/Keys **250**/251

Descripciones/Descriptions.....**252**/253

Distribución y fenología/Distribution and phenology **254**/253

Testigos/Voucher citation **258**/257

Notas/Discussions **260**/261

Ilustraciones/Illustrations.....**260**/261

Literatura citada **263**

Apéndice. Nombres genéricos e infragenéricos empleados en este volumen/Appendix. Generic and infrageneric names used in this volume **281**/281

Prefacio

El *Manual de plantas de Costa Rica* es una guía ilustrada y concisa de todas las especies de plantas con semillas, nativas o naturalizadas, de este país centroamericano. También incluye las especies exóticas cultivadas de mayor importancia comercial. Esta obra es la primera presentación completa de la flora de Costa Rica en idioma español. Consta de varios volúmenes; los primeros en publicarse son los volúmenes II y III, dedicados a todas las gimnospermas y las monocotiledóneas, seguido por éste, Volumen I, la introducción.

El *Manual* se ha beneficiado de una rica historia de intensa exploración y estudio de la flora costarricense. Los tratados sobre las plantas vasculares del país se iniciaron con el biólogo costarricense Anastasio Alfaro, quien elaboró una lista de 1218 especies de fanerógamas y pteridófitas (Alfaro, 1888), a partir de la *Biologia centrali-americana, Botany* (Hemsley, 1879–1888). Posteriormente, el botánico belga Théophile Durand y su colega suizo Henri Pittier iniciaron una lista actualizada y anotada, la *Primitiae florae costaricensis* (Durand & Pittier, 1891a–1896; Pittier, 1898–1900, 1901, 1904–1905), pero lamentablemente nunca se completó (se omitieron la mayoría de las gimnospermas y monocotiledóneas y varias familias grandes de dicotiledóneas). El botánico estadounidense Paul C. Standley publicó una *Flora of Costa Rica* (Standley, 1937b–1938b) completa, la única de su tipo hasta la fecha; ésta da cuenta de 6085 especies de plantas con semillas (incluyendo 104 especies naturalizadas y 270 conocidas sólo en cultivo), pero en su mayor parte no contiene descripciones rigurosas, claves ni ilustraciones.

El primer estudio moderno, técnico e ilustrado sobre la flora de Costa Rica se inició en

Preface

The *Manual de plantas de Costa Rica* is a concise, illustrated guide to all of the species of native or naturalized seed plants of this Central American country. Major commercial (crop) species are also included. The *Manual* is the first comprehensive Spanish-language account of the Costa Rican flora. The work is presented in a series of volumes; Volumes II and III, covering all gymnosperms and monocots, were the first to appear, followed by this, the introductory Volume I.

The *Manual* project has been the beneficiary of Costa Rica's very rich history of intensive botanical exploration and study. Works dealing specifically with Costa Rican vascular plants began with that of Costa Rican biologist Anastasio Alfaro, who extracted a list of 1218 species of phanerogams and pteridophytes from Hemsley's (1879–1888) *Biologia centrali-americana, Botany* (Alfaro, 1888). A more updated, annotated treatment was initiated by Belgian botanist Théophile Durand and Swiss colleague Henri Pittier, whose *Primitiae florae costaricensis* (Durand & Pittier, 1891a–1896; Pittier, 1898–1900, 1901, 1904–1905) was, unfortunately, never finished (gymnosperms and monocots were largely omitted, along with numerous major dicot families). American botanist Paul C. Standley finally succeeded in publishing a complete *Flora of Costa Rica* (Standley, 1937b–1938b), the only such effort to date. Standley's work accounted for 6085 species of seed plants (including 104 naturalized species and 270 species known only in cultivation), but lacked rigorous descriptions, keys (for the most part), and illustrations.

The first modern, technical, illustrated flora of Costa Rica was inaugurated in 1971 with the

1971, con la publicación de la primera parte de *Flora costaricensis* del botánico estadounidense William C. Burger. Como parte de ese trabajo, aún en proceso, se han publicado hasta ahora los tratamientos de 51 familias (Orchidaceae sólo en parte) en 11 entregas, la última (Scrophulariaceae, Bignoniaceae, etc.) en 2000. El propósito de este *Manual* es actualizar y complementar la *Flora costaricensis,* ofreciendo así una muy necesaria ayuda para identificar las plantas con semillas, en un país reconocido por sus iniciativas en conservación y como un sitio de categoría mundial para la capacitación de biólogos tropicales. En cuanto a las familias allí tratadas, el trabajo revisionista de Burger ha sido la fuente principal de literatura para este *Manual de plantas de Costa Rica.*

La colaboración entre el Missouri Botanical Garden, el Instituto Nacional de Biodiversidad y el Museo Nacional de Costa Rica ha sido la fuerza y razón de ser de este proyecto. Este trabajo ha sido posible gracias a la infraestructura y la visión que han proporcionado estas instituciones, pero sobre todo gracias a las personas que en ellas laboran, cada una buscando sus propias metas y éstas, a su vez, estrechamente relacionadas.

publication of the first part of *Flora costaricensis,* by American botanist William C. Burger. This ongoing work has so far treated 51 families (Orchidaceae just partially), in 11 installments, the latest (Scrophulariaceae, Bignoniaceae, etc.) appearing in 2000. For those families, Burger's revisionary work has been the principal literature resource for the *Manual de plantas de Costa Rica.* The purpose of the *Manual* is to update and complement *Flora costaricensis,* and thereby provide a much needed identification manual to seed plants, in a country renowned for its conservation initiatives and as a world-class training ground for tropical biologists.

The ongoing collaboration between the Missouri Botanical Garden, the Instituto Nacional de Biodiversidad, and the Museo Nacional is the strength and reason for this project. The infrastructure and vision provided through those institutions, but above all the individuals comprising them, working for their own separate though intimately related goals, have made this work possible.

Agradecimientos

Deseamos expresar nuestro agradecimiento a Peter H. Raven, director del Missouri Botanical Garden e inspirador de este proyecto, por su apoyo continuo; también a Rodrigo Gámez, director del Instituto Nacional de Biodiversidad —actual hogar del proyecto del *Manual*—por todo su respaldo para poder mantener tan maravillosa sede. De igual manera, estamos muy agradecidos con el Museo Nacional de Costa Rica, que fue el primer hogar del proyecto y es el orgulloso depositario para más que 100 años de exploración botánica en Costa Rica.

Este trabajo debe su espíritu a todos los botánicos que han trabajado con las plantas de Costa Rica, especialmente los que lo hicieron en este país. La lista es larga, y por eso sólo cabe dar las gracias a todos nuestros predecesores y colegas mencionados en el capítulo sobre historia de la exploración botánica (en este volumen). Los siguientes recolectores que trabajaron específicamente para el *Manual* merecen un reconocimiento especial: los precursores, Gerardo Herrera, Christopher Kernan y Rafael Robles; luego Abelardo Chacón, Juan Marín y Orlando Vargas; y por último todo un equipo de parataxónomos concentrados en plantas, como Reinaldo Aguilar, Evelio Alfaro, Flor Araya, Ulises Chavarría, Roberto Espinoza, Billen Gamboa y Rodolfo Zúñiga. Patrick Harmon, quien trabaja en florística por su propia cuenta, también merece un reconocimiento por su aporte al conocimiento de la flora del Parque Nacional Manuel Antonio. Agradecemos a Erick Bello, William Haber y Willow Zuchowski, vecinos de Monteverde y responsables de miles de recolecciones importantes de esa región (y de igual manera a los muchos estudiantes y voluntarios que les ayudaron). Gerrit Davidse, Luis Diego Gómez

Acknowledgments

This endeavor owes Peter H. Raven, Director of the Missouri Botanical Garden, for its conception and ongoing support. We are very grateful to Rodrigo Gámez, director of the Instituto Nacional de Biodiversidad—present home of the *Manual* project—for all the support necessary to maintain such a wonderful home. Likewise, we are greatly indebted to the Museo Nacional de Costa Rica, the project's first home, and the justly proud repository for more than 100 years of botanical exploration.

To all of the botanists who have dealt specifically with Costa Rican plants, and especially those who have dealt with them in Costa Rica, this effort owes its spirit. The list is long, so we can here only thank all our predecessors and colleagues mentioned in the chapter on the history of botanical exploration (in this volume), and express our thanks and regret to any we may have neglected to mention. Deserving special thanks, however, are the plant collectors who worked specifically for the *Manual* project: the originals, Gerardo Herrera, Christopher Kernan, and Rafael Robles; later Abelardo Chacón, Juan Marín, and Orlando Vargas; and finally a whole crew of INBio parataxonomists, especially those concentrated mostly on plants, including Reinaldo Aguilar, Evelio Alfaro, Flor Araya, Ulises Chavarría, Roberto Espinoza, Billen Gamboa, and Rodolfo Zúñiga. Patrick Harmon (who worked on floristics only for the love of it) deserves appreciation for his contributions to the knowledge of the flora of Manuel Antonio National Park. We are especially indebted to Monteverde residents Erick Bello, William Haber, and Willow Zuchowski, who are responsible for thousands of important collections from that region (and for the slew of

(y asociados), Rafael Ocampo y Luis J. Poveda, cuyos programas de recolección tuvieron su mejor momento antes del inicio del proyecto del *Manual,* hicieron innumerables recolecciones en lugares que no se han vuelto a visitar, frecuentemente de especies nuevas nunca encontradas otra vez; se destacan los esfuerzos intrépidos de estos recolectores que produjeron resultados abundantes. En conjunto, todas estas recolecciones hicieron un gran aporte en beneficio de la exactitud y cobertura del *Manual.*

También debemos dar las gracias a todos nuestros colegas en el INBio y el Museo Nacional de Costa Rica, y a los autores de tratamientos para el *Manual.* Entre ellos, Robert L. Dressler, Jorge Gómez-Laurito y J. Francisco Morales merecen una mención especial por sus importantes contribuciones a los volúmenes sobre monocotiledóneas. La editora del Editorial INBio, Diana Ávila, corrigió cuidadosamente la versión española de los capítulos en este volumen y fue siempre una consultora dispuesta y provechosa en materia de gramática española. William Burger, Gary Hartshorn, Jorge León, Carlos O. Morales y Donald Stone leyeron un borrador del capítulo sobre historia de la exploración botánica y aportaron muchas sugerencias valiosas. Estamos especialmente agradecidos a varias personas quienes generosamente nos ayudaron con fotos, fechas y bibliografía para dicho capítulo, entre ellos Adina Conejo, Luis Diego Gómez P., Jorge León, Silvia Meléndez, Mary Merello, Carlos Ossenbach, Gabriel Quesada, Pablo Sánchez-Vindas, Silvia Troyo y el personal del Departamento de Patrimonio Histórico y la Biblioteca del Museo Nacional de Costa Rica.

Deseamos extender nuestra gratitud a Gail Swick, profesora de español y voluntaria de verano, por ayudarnos a establecer reglas para la traducción a ese idioma de la parte de sistemática, así como a Andrea Albertin, José González, Olga Martha Montiel y Vanda Nilsson, quienes también participaron en la traducción. Nuestra colega Carmen Ulloa Ulloa, experimentada editora de textos (*Flora de Nicaragua*), ayudó a pulir algunos manuscritos en sus etapas finales. También agradecemos a aquellas personas que han estado involucradas directa-

students and other volunteers who have helped them). Gerrit Davidse, Luis Diego Gómez (and associates), Rafael Ocampo, and Luis J. Poveda, contemporaries whose collecting programs in Costa Rica flourished prior to the onset of the *Manual* project, made innumerable collections from places never revisited, often including new species never refound; we have benefited from the special flavor and prolific results of their intrepid efforts. Taken together, all these collections added significantly to the accuracy and comprehensiveness of the *Manual.*

We also owe thanks to all our colleagues at INBio and the Museo Nacional and to all authors of treatments, but Robert L. Dressler, Jorge Gómez-Laurito, and J. Francisco Morales deserve special mention for their major contributions to the monocot volumes. Diana Ávila, editor of Editorial INBio, carefully edited the Spanish version of the chapters in this volume, and was always a willing and helpful consultant on matters of Spanish grammar. We are grateful to William Burger, Gary Hartshorn, Jorge León, Carlos O. Morales, and Donald Stone for their helpful reviews of the chapter on the history of botanical exploration. We are especially grateful to numerous people who generously provided hard-to-find photos, dates, and bibliography for that chapter, including Adina Conejo, Luis Diego Gómez P., Jorge León, Silvia Meléndez, Mary Merello, Carlos Ossenbach, Gabriel Quesada, Pablo Sánchez-Vindas, Silvia Troyo, and the personnel of the Departamento de Patrimonio Histórico and of the library of the Museo Nacional de Costa Rica.

We also wish to extend our gratitude to Spanish professor and summer volunteer Gail Swick for helping us to establish rules in our Spanish translation of the systematic part, as well as Andrea Albertin, José González, Olga Martha Montiel, and Vanda Nilsson, who also participated in the translation process. Experienced text editor (*Flora de Nicaragua*) and colleague Carmen Ulloa Ulloa added her touch to a number of manuscripts in the final stages of editing. We also thank the numerous people who have been directly involved over the years with the *Manual* as project coordinators or assistants, includ-

mente con el *Manual* como coordinadores o asistentes, incluyendo a David Brunner, Karen Bynum, María Marta Chavarría, Dyalá Flores, Luis Flores, Cristina Formoso, Elisa Horsch, Mary Merello, Diana Xochitl Munn-Estrada, Luther Raechal, Heidi Schmidt, Gilbert Solís y Gustavo Vargas.

A Silvia Troyo, nuestra ilustradora, le debemos dar las gracias por mucho más que sus excelentes dibujos. Silvia es autora de la mayoría de las ilustraciones hechas específicamente para el *Manual* y ha sido nuestra asistente y esencialmente nuestra editora en detalles de diseño. Las demás ilustraciones originales del *Manual* pertenecen a Álvaro Fernández, parataxónomo; Chad Frick, colaborador voluntario; Francisco Hodgson, ilustrador independiente; Francisco (Pancho) Quesada, ilustrador y parataxónomo; y a la botánica Willow Zuchowski. Varios trabajos fueron de gran ayuda como fuentes interpretativas para la elaboración de las ilustraciones, específicamente, *The families of the monocotyledons* (Dahlgren et al., 1985), *Flora of Barro Colorado Island* (Croat, 1978), *Flora of Guatemala* (Standley & Steyermark, 1946–1977), *Flora of Panama* (Woodson & Schery, 1943–1981) y la serie Flora Neotropica Monographs; sin embargo, cualquier semejanza entre éstas y las ilustraciones del *Manual* sería mera coincidencia, debido a la naturaleza del material.

También debemos darle las gracias al Marie Selby Botanical Gardens y a la Iowa State University, por permitirnos utilizar ilustraciones suyas previamente publicadas de Orchidaceae y Poaceae, respectivamente. En todo caso, el *Manual* incluye los detalles respectivos de las fuentes y los autores de todas las ilustraciones. El Hunt Institute for Botanical Documentation, Carnegie Mellon University, Pittsburgh, PA, EUA, proporcionó varias imágenes de botánicos para el capítulo sobre Historia, además dio su permiso para utilizar algunas ilustraciones de Poaceae previamente publicadas, pertenecientes a Agnes Chase. Fotos valiosas para el capítulo sobre Historia también se recibieron del Centro Científico Tropical, el Field Museum of Natural History y el Washington Biologists'

ing David Brunner, Karen Bynum, María Marta Chavarría, Dyalá Flores, Luis Flores, Cristina Formoso, Elisa Horsch, Mary Merello, Diana Xochitl Munn-Estrada, Luther Raechal, Heidi Schmidt, Gilbert Solís, and Gustavo Vargas.

We are indebted to our illustrator, Silvia Troyo, for much more than her lovingly executed illustrations, whose current refinement is the result of continuing technical and intellectual effort. Silvia is the author of most of the illustrations done specifically for the *Manual* and has been our assistant, essentially our editor, in details of design. The remainder of the original illustrations are the work of former parataxonomist and *Manual* illustrator Álvaro Fernández, volunteer Chad Frick, free-lance illustrator Francisco Hodgson, former parataxonomist and INBio illustrator Francisco (Pancho) Quesada, and colleague and botanist Willow Zuchowski. Published works were often of great help as interpretive sources in the construction of our original illustrations, specifically *The families of the monocotyledons* (Dahlgren et al., 1985), the *Flora of Barro Colorado Island* (Croat, 1978), the *Flora of Guatemala* (Standley & Steyermark, 1946–1977), the *Flora of Panama* (Woodson & Schery, 1943–1981), and the Flora Neotropica Monographs series; however, any similarity between their and our final illustrations is coincidental, and a result of the nature of the material.

For the Orchidaceae and Poaceae illustrations, we owe many thanks to The Marie Selby Botanical Gardens and Iowa State University, respectively, for granting permission to use previously published illustrations in their possession. Further details about sources and illustrators are provided, where pertinent, in the volumes containing the family treatments. The Hunt Institute for Botanical Documentation, Carnegie Mellon University, Pittsburgh, PA, U.S.A., provided a number of images of botanists for the History chapter, as well as permission to use certain previously published Poaceae illustrations by Agnes Chase. Valuable photos for the History chapter were also provided by the Tropical Science Center, the Field Museum of Natural History, and The Washing-

Field Club. Todas las fotos sin fuente indicada son de Barry Hammel.

El instituto Geográfico Nacional le dio al proyecto un muy apreciado y temprano impulso, cuando donó un juego completo de mapas topográficos de Costa Rica a escala 1:50,000. Marco V. Castro, geógrafo del INBio, elaboró los cuatro mapas que ilustran las partes internas de la portada de esta *Manual*.

Este *Manual* también es el resultado de una serie de tres becas (BSR-8700068, BSR-9006449, DEB-9300814) otorgadas por la National Science Foundation. Los fondos concedidos a Michael Grayum a través de la National Geographic Society (NGS 3317-86 y 4682-91) permitieron una serie de exploraciones importantes de la vertiente del Caribe de la Cordillera de Talamanca. Aunque culminaron poco antes del lanzamiento del proyecto del *Manual,* expediciones realizadas por Gerrit Davidse y W. D. Stevens, con becas de la NGS, produjeron resultados muy beneficiosos para la florística costarricense. Agradecemos profundamente a la familia Taylor de St. Louis, Missouri, por su gran ayuda a nuestro trabajo, a través del recién creado Taylor Fund for Ecological Research.

Nuestro propósito como autores de este *Manual* no es lucrar ni buscar la fama, sino difundir el conocimiento y la maravilla de las plantas. Hemos procurado dar el merecido reconocimiento a todas nuestras fuentes y esperamos que se nos indique cualquier falta en este sentido, para enmendarla en futuros volúmenes.

ton Biologists' Field Club. All photos with no source indicated are by Barry Hammel.

The Costa Rican Instituto Geográfico Nacional donated a much appreciated early boost to the project by donating a complete set of 1:50,000 scale topographic maps of the country. INBio geographer Marco V. Castro elaborated the four maps found on the endpapers of the *Manual.*

This publication is the direct product of a series of three major grants (BSR-8700068, BSR-9006449, DEB-9300814) awarded by the National Science Foundation. Funds granted to Michael Grayum through the National Geographic Society (NGS 3317-86 and 4682-91) allowed a series of important explorations of the Caribbean slope of the Cordillera de Talamanca. Even though they came just before the initiation of the *Manual* project, NGS grants to Gerrit Davidse and W. D. Stevens, from which Costa Rican floristics profited immensely, also receive our appreciation. We are deeply indebted to the recently established Taylor Fund for Ecological Research, and thank the Taylor family of St. Louis, Missouri, for their magnificent support of our work.

Our purpose here is neither profit nor fame, but rather to purvey knowledge and the wonder of plants; we attempt to acknowledge all of our sources, and hope that any failure to do so will be brought to our attention so that in future volumes we can make appropriate amends.

Historia/ History

M. H. Grayum, B. E. Hammel, S. Troyo & N. Zamora

La exploración botánica y la florística en Costa Rica

La historia de la exploración botánica en Costa Rica se ha relatado en varias ocasiones. Entre las narraciones más completas pueden citarse las de Polakowsky (1879), Durand & Pittier (1891b, 1893b), Tonduz (1895–1897), Pittier (1908), Dodge (1933), Standley (1937b), Valerio R. (1963), Jiménez (1969), Gómez P. & Savage (1983), McCook (1999) y León (2003). Mucha de la información que figura en este capítulo se ha extraído de esas fuentes, con las fechas de nacimiento y muerte de los personajes citados indicadas sólo cuando ha sido posible encontrarlas. A quienes estén interesados en el tema, se les recomienda leer la extensa bibliografía anotada, elaborada por Biolley (1902). Esta contiene los libros publicados sobre Costa Rica en el siglo XIX, muchos de los cuales están relacionados con su historia natural.

Botanical exploration and floristics in Costa Rica

The history of botanical exploration in Costa Rica has been recounted on numerous occasions, most thoroughly by Polakowsky (1879), Durand & Pittier (1891b, 1893b), Tonduz (1895–1897), Pittier (1908), Dodge (1933), Standley (1937b), Valerio R. (1963), Jiménez (1969), Gómez P. & Savage (1983), McCook (1999), and León (2003). Much of what follows has been abstracted from these sources, with dates of birth and death provided whenever known. See also Biolley (1902) for an extensive, annotated bibliography of publications (many on natural history) about Costa Rica.

Se cree que las primeras recolecciones botánicas conocidas, del territorio que hoy es Costa Rica, se hicieron en el curso de breves paradas que hacían las naves durante sus largas travesías, especialmente en la Isla del Coco y la región de Nicoya. Algunas muestras botánicas que todavía existen pueden haber sido preparadas por el bucanero británico **William Dampier** (1652–1715), mejor conocido por sus exploraciones en Australia. Dampier se detuvo en la Isla del Coco y Cabo Blanco en junio y julio (respectivamente) de 1684, cuando viajaba en el buque pirateado *Batchelor's Delight* (Dampier, 1927). Portères (1954: 238) citó una muestra de Dampier de "Costa Rica" (herbario no especificado). Más de un siglo más tarde, en 1794 y/o 1795, el médico y botánico británico **Archibald Menzies** (1754–1842), durante un viaje con el Capitán Vancouver a bordo del *Discovery,* desembarcó en la Isla del Coco. Allí recolectó unas pocas muestras que aún subsisten (ver Adams, 1992: 290; van der Werff, 2002: 442). Poco después, en 1797, el botánico mexicano **José Mariano Mociño** (1757–1820), en un viaje por tierra, visitó la Península de Nicoya y posiblemente llegó incluso hasta Cartago (McVaugh, 1977). Desde el punto de vista botánico, los resultados de la expedición de Mociño a Centroamérica fueron desalentadores por lo escasos, y en las muestras de herbario frecuentemente no se indica su procedencia.

En 1838, la H.M.S. *Sulphur,* al mando de Sir **Edward Belcher** (1799–1877), se detuvo en la Isla del Coco, y en 1839 realizó un viaje breve de reconocimiento por el Golfo de Nicoya (incluyendo la Isla de San Lucas), pero los recolectores **George Barclay** y **Richard Hinds** (1812–1847) no encontraron mucho de interés: "La vegetación de esta isla [del Coco] es más notable por su exuberancia que por su variedad o por su valor para el cultivo; una flora hermosa, pero con pocas particularidades . . . " (Belcher, 1843: 187–188); "Nuestras visitas a los Golfos de Nicoya y Fonseca no fueron productivas; de hecho la monotonía de un bosque intacto pero melancólico e improductivo, se sintió más fuertemente que en ningún otro lado" (Hinds, 1844: 62).

Anders Oersted (1816–1872)
Acta Horti Bergiani 3: 90–91, pl. 117. 1905

La excursión de recolección por el botánico alemán **Emmanuel von Friedrichsthal** (1809–1842) inauguró un período mucho más productivo, que duró 65 años y estuvo dominado por botánicos de Europa continental. De acuerdo con los datos en sus colecciones, Friedrichsthal herborizó extensivamente en Costa Rica entre 1839 y 1842, a lo largo del Río San Juan y desde Guanacaste a Cartago. En 1846, el danés **Anders Oersted** (1816–1872) ingresó a Costa Rica

The very earliest botanical collections from territory currently belonging to Costa Rica were made during brief stops on long sea voyages, usually on Cocos Island or in the Nicoya region. The British buccaneer **William Dampier** (1652–1715), best known for his Australian explorations, stopped at Cocos Island and Cabo Blanco in June and July (respectively) of 1684 aboard the pirated *Batchelor's Delight* (Dampier, 1927), and may have garnered a few botanical specimens that yet survive. A Dampier collection from "Costa Rica" (herbarium unspecified) was cited by Portères (1954: 238). More than a century later, in 1794 and/or 1795, the British physician and botanist **Archibald Menzies** (1754–1842) landed on Cocos Island during the voyage of the *Discovery* with Capt. Vancouver, where he collected at least a few plant specimens that are still extant (see Adams, 1992: 290; van der Werff, 2002: 442). Shortly thereafter, sometime during the summer or fall of 1797, Mexican botanist **José Mariano Mociño** (1757–1820), traveling by land, visited the Nicoya Peninsula, and may have reached Cartago (McVaugh, 1977). However, the botanical results of Mociño's Central American expedition were disappointing, and the provenance of the specimens collected is often not indicated on the labels.

In 1838, the British H.M.S. *Sulphur,* under the command of Sir **Edward Belcher** (1799–1877), stopped at Cocos Island, and in 1839 briefly reconnoitered the Gulf of Nicoya (including Isla San Lucas), but collectors **George Barclay** and **Richard Hinds** (1812–1847) found little to interest them at either locale: "The vegetable productions of this island [Cocos] are more remarkable for their luxuriance, than either their richness in variety or value in cultivation; a handsome flora, with but few peculiarities . . ." (Belcher, 1843: 187–188); "Our visits to the Gulfs of Nicoya and Fonseca were not productive, indeed the sameness of an unbroken but dreary and profitless forest was nowhere more forcibly felt" (Hinds, 1844: 62).

The collecting junket of German botanist **Emmanuel von Friedrichsthal** (1809–1842) marked the advent of a much more productive, 65-year period in Costa Rican floristics, dominated by botanists from continental Europe. According to his collections, Friedrichsthal botanized extensively in Costa Rica between 1839 and 1842, along the Río San Juan and from Guanacaste to Cartago. In 1846 the Danish botanist **Anders Oersted** (1816–1872) entered the country at Puntarenas (Oersted, 1863) and remained for two years, amassing the first significant collection of Costa Rican plants. Oersted worked mainly in the central part of the country, but also collected in the Sarapiquí region, along the Río San Juan, and in northern Guanacaste (see especially Dodge, 1933). Following close on Oersted's heels was the Polish horticultural collector **Joseph von Warszewicz** (1812–1866), better known for his later explorations in western Panama (Savage, 1970), who botanized in Costa Rica for four months in early 1848. Entering the country via the Río Sarapiquí, von Warszewicz climbed both Volcán Irazú and Volcán Turrialba, harvesting 30 crates of orchids and palm seeds for shipment to Europe (Heckadon-Moreno, 1998). He returned briefly in early 1850. The German travelers and scientists **Moritz Wagner** (1813–1887) and **Carl von Scherzer** (1821–1903), also entering by the Sarapiquí route, visited all the easily accessible parts of Costa Rica dur-

por Puntarenas (Oersted, 1863) y se quedó dos años, reuniendo la primera colección significativa de plantas de Costa Rica. Oersted trabajó principalmente en la parte central montañosa, pero también hizo recolecciones en la región de Sarapiquí, por el Río San Juan y en el norte de Guanacaste (ver especialmente Dodge, 1933). A Oersted le siguió poco después el polaco **Joseph von Warszewicz** (1812–1866), recolector para horticultura más conocido por sus posteriores exploraciones en el oeste de Panamá (Savage, 1970), y quien trabajó en Costa Rica durante cuatro meses a principios de 1848. Von Warszewicz, quien entró al país por el Río Sarapiquí, escaló los volcanes Irazú y Turrialba, donde cosechó 30 cajones de orquídeas y semillas de palmeras para enviar a Europa (Heckadon-Moreno, 1998). Regresó brevemente a Costa Rica a principios de 1850. Los científicos alemanes **Moritz Wagner** (1813–1887) y **Carl von Scherzer** (1821–1903) también ingresaron por la ruta de Sarapiquí, visitaron todas las partes fácilmente accesibles de Costa Rica durante 1853 y 1854, y dejaron un buen relato de sus experiencias (Wagner & Scherzer, 1856); sin embargo, se conocen muy pocas muestras de herbario preparadas por ellos. De acuerdo con León (2003: 139), Wagner y Scherzer pueden haber perdido muchas de sus colecciones en el terremoto que coincidió con su viaje por El Salvador.

Carl Hoffmann (1823–1859)
Cortesía Silvia Meléndez, archivos Carlos Meléndez

Quizás el primer recolector de plantas residente en Costa Rica fue el médico alemán **Carl Hoffmann** (1823–1859), quien pasó los últimos cinco años de su corta vida en este país. Él arribó a Costa Rica en 1854, en compañía de sus compatriotas y colegas naturalistas **Julián Carmiol** (1807–1885) y **Alexander** (Alejandro) **von Frantzius** (1821–1877). El legado de estos últimos está más relacionado con la horticultura (en el caso de Carmiol), la ornitología (ambos) o la geografía (von Frantzius) que con la recolección de plantas (para más sobre Carmiol y von Frantzius, ver Jiménez, 1969; Carmiol C., 1973; Monge-Nájera, 1994). Hoffmann laboró principalmente en la parte central de Costa Rica, y realizó ascensos bien documentados de los volcanes Irazú (Hoffmann, 1856) y Barva (Hoffmann, 1858). Su colección de unos 800 números, aunque modesta si se compara con los estándares actuales, es de suma importancia, pues en ella predominan los tipos. Desafortunadamente, la mayoría de estas muestras fueron destruidas en Berlín durante la Segunda Guerra Mundial. Sin embargo, todavía existen

ing 1853 and 1854, and left a vivid account of their experiences (Wagner & Scherzer, 1856); nevertheless, very few herbarium specimens prepared by them are known. According to León (2003: 139), Wagner and Scherzer may well have lost many collections in the earthquake that coincided with their visit to El Salvador.

Joseph von Warszewicz (1812–1866)
Courtesy Hunt Institute of Botanical Documentation

Perhaps the first resident plant collector in Costa Rica was the German physician **Carl Hoffmann** (1823–1859), who lived in the country for the final five years of his prematurely truncated existence. He arrived in Costa Rica, in 1854, in the company of compatriots and fellow naturalists **Julian Carmiol** (1807–1885) and **Alexander** (Alejandro) **von Frantzius** (1821–1877), both of whom left more of a legacy in horticulture (Carmiol), ornithology (both), or geography (von Frantzius) than as plant collectors (for more about Carmiol and von Frantzius, see Jiménez, 1969; Carmiol C., 1973; Monge-Nájera, 1994). Hoffmann worked mainly in the central part of Costa Rica, and made well documented ascents of Volcán Irazú (Hoffmann, 1856) and Volcán Barva (Hoffmann, 1858). His collection of some 800 numbers, though modest by modern standards, is of disproportionate importance because of the preponderance of types. Unfortunately, most were destroyed at Berlin by war action, though photographs of many still exist (see Meléndez, 1976, for further information about Hoffmann).

Hermann Wendland (1825–1903)
Gartenflora 52: 125. 1903

Horticulturist **Hermann Wendland** (1825–1903) of Hannover, Germany, arrived in Costa Rica at Puntarenas on 9 March 1857 (G. Wagenitz, unpubl. data), and left via the Sarapiquí valley in August of the same year. Like most of his contemporaries, he collected mainly in the central portion of the country. Unlike them, however, Wendland had a special interest in large monocots—especially palms, Araceae, and Cyclanthaceae—and made the earliest collections of many of these intractable plants. He also explored parts of the country then regarded as inaccessible. Although Wendland's personal herbarium (now at GOET) was misplaced for many

muchas fotografías de los especímenes (ver Meléndez, 1976, para más información sobre Hoffmann).

El horticultor alemán **Hermann Wendland** (1825–1903) llegó a Costa Rica vía Puntarenas el 9 de marzo de 1857 (G. Wagenitz, datos inéd.) y salió por el valle del Río Sarapiquí en agosto del mismo año. Al igual que la mayoría de sus contemporáneos, hizo recolecciones principalmente en la parte central del país. Pero a diferencia de ellos, a Wendland le interesaban mucho las monocotiledóneas grandes—especialmente las palmas (arecáceas), las aráceas y las ciclantáceas—e hizo las primeras recolecciones de muchas de estas plantas, tan difíciles de recolectar. También exploró muchas partes del país consideradas entonces como inaccesibles. Aunque su herbario personal (ahora en GOET) permaneció extraviado durante muchos años (Wagenitz, 1972), otros autores describieron muchas especies nuevas, a partir del material que él había distribuido antes.

Durante los 30 años posteriores a la visita de Wendland, en Costa Rica se hicieron pocas recolecciones notables. El médico y naturalista **Sutton Hayes** (?–1863), mejor conocido por sus recolecciones de Panamá, fue tal vez el primer estadounidense en herborizar en Costa Rica cuando pasó por Puntarenas en 1860. El enigmático **A. R. Endres** (?–1875) obtuvo muestras principalmente de orquídeas y helechos de varios lugares dispersos, especialmente durante 1867–1870 (Luer, 1995). Endres tenía "buen ojo" y predilección por las orquídeas pequeñas, como *Lepanthes,* y encontró muchas especies que nunca más se volvieron a ver (para más información sobre Endres y el estudio de orquídeas en Costa Rica, ver Ossenbach, 2003, manuscrito). El destacado botánico alemán **Otto Kuntze** (1843–1907) pasó rápidamente por Costa Rica en 1874 durante uno de sus viajes por el mundo (Kuntze, 1881); entró por Limón y salió por Puntarenas. Su compatriota **Helmut Polakowsky** (1847–1917) vivió en Costa Rica durante el período 1875–1877 y elaboró una de las primeras descripciones de la flora (Polakowsky, 1879). La mayoría de sus recolecciones, procedentes principalmente de los alrededores de San José y Cartago, fueron destruidas en Berlín. Además, otro alemán, el recolector de plantas **Friedrich Karl Lehmann** (1850–1903), conocido por sus exploraciones en Colombia y Ecuador, trabajó brevemente en Costa Rica a finales de 1881 y principios de 1882, visitando principalmente sitios de la vertiente del Caribe, como Turrialba y la zona del Río Sucio.

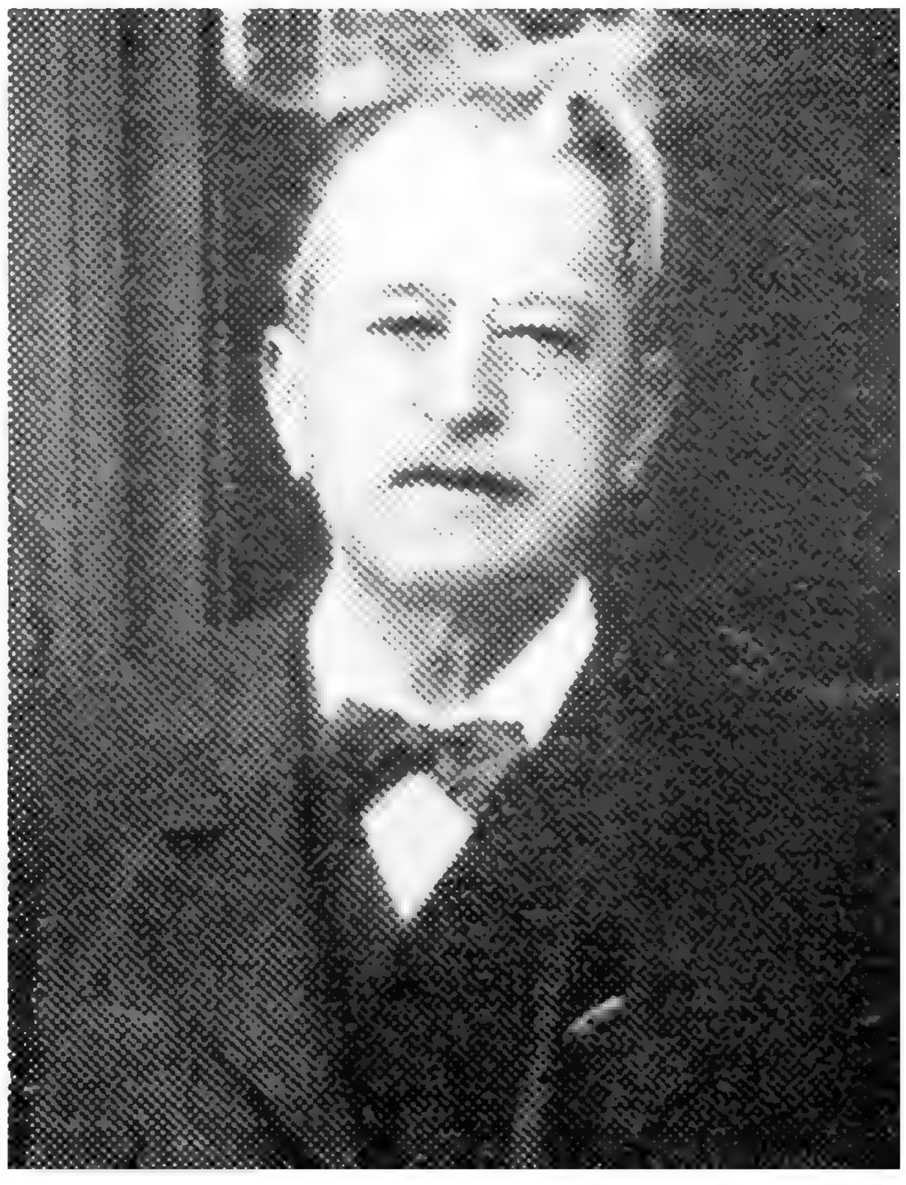
Otto Kuntze (1843–1907)
Deutsche Rundschau für Geographie und Statistik 11: 573. 1889

Durante la década de 1880, varios eventos cambiaron para siempre la botánica cos-

years (Wagenitz, 1972), many species were described by other authors on the basis of material he had distributed.

The 30 years following Wendland's visit saw little notable collecting in Costa Rica. Physician and naturalist **Sutton Hayes** (?–1863), better known for his Panamanian collections, became perhaps the first American to botanize in Costa Rica when he stopped at Puntarenas in 1860. The shadowy **A. R. Endres** (?–1875) collected mainly orchids and ferns at scattered localities, especially from 1867 to 1870 (Luer, 1995). Endres had a predilection and a fine eye for the smaller orchids, such as *Lepanthes,* and found many species that have never since been encountered (for further information about Endres and the study of orchids in Costa Rica, see Ossenbach, 2003, manuscrito). Renowned German botanist **Otto Kuntze** (1843–1907) passed rapidly across Costa Rica in 1874 during one of his trips around the world (Kuntze, 1881), entering at Limón and leaving from Puntarenas. His compatriot, **Helmut Polakowsky** (1847–1917), lived in Costa Rica during the period 1875–1877 and wrote one of the earliest descriptions of the flora (Polakowsky, 1879). His collections, mainly from the vicinity of San José and Cartago, were mostly destroyed at Berlin. Yet another German, plant collector **Friedrich Karl Lehmann** (1850–1903), noted for his explorations in Colombia and Ecuador, botanized briefly in Costa Rica in late 1881 and early 1882, visiting mainly Caribbean-slope localities such as Turrialba and the Río Sucio.

During the 1880s, several events converged to forever change the face of Costa Rican botany. British botanist **William Botting Hemsley** (1843–1924) published the *Botany* portion of F. D. Godman and O. Salvin's sprawling *Biologia centrali-americana,* complete in five volumes which appeared from 1879 to 1888. Though making no pretense of comprehensiveness (Poaceae, for example, were omitted altogether), this was the first serious attempt at a floristic inventory of the Mesoamerican region. In Costa Rica, sudden economic growth coupled with the modernizing impulses of liberal governments began to foster a modest scientific renaissance (McCook, 1999). The Costa Rican Museo Nacional was founded in May 1887 during the administration of President **Bernardo Soto** (1854–1931), as an organ of the Ministry of Development, whose minister, Lic. **Cleto González Víquez** (1858–1937), offered his enthusiastic support. The Museo's first secretary became 22-year-old **Anastasio Alfaro** (1865–1951), a native of Alajuela, who had played an important role



William Botting Hemsley (1843–1924)
Journal of the Kew Guild 3: 365. 1912

tarricense. El botánico inglés **William Botting Hemsley** (1843–1924) publicó la parte sobre *Botánica* de *Biologia centrali-americana,* de F. D. Godman y O. Salvin, una obra enorme en cinco volúmenes, publicados entre 1879 y 1888. Aunque no pretendía ser comprensiva (por ejemplo, se omitieron las gramíneas), este fue el primer intento serio por realizar un inventario florístico de la región mesoamericana. Mientras tanto, en Costa Rica, el repentino crecimiento económico unido a los impulsos modernizantes de los gobiernos liberales alentaron un cierto surgimiento científico (McCook, 1999).

Anastasio Alfaro (1865–1951)
Cortesía Isabel Jiménez Alfaro, archivos de la familia

El Museo Nacional de Costa Rica se fundó en mayo de 1887, durante la administración del presidente **Bernardo Soto** (1854–1931), como dependencia del Ministerio de Fomento, cuyo ministro, Lic. **Cleto González Víquez** (1858–1937), brindó su apoyo entusiasta. Se nombró como primer secretario-administrador del Museo al joven alajuelense **Anastasio Alfaro** (1865–1951), de sólo 22 años de edad, quien había desempeñado un papel importante en estimular la creación del Museo. Con ese fin, el Gobierno le había enviado al Instituto Smithsoniano a estudiar lo referente al mantenimiento y organización de colecciones y exhibiciones (ver Garrón, 1974: 22; Gómez-P. & Savage, 1983: 4; Kandler, 1987: 18; McCook, 2002: 29).

Anastasio Alfaro, como muchos científicos de su época, en ciertos aspectos era un naturalista y arquéologo autodidacta (Eakin, 1999). Uno de sus primeros logros fue el de compendiar y traducir de Hemsley lo que podría constituir el primer inventario florístico de Costa Rica (Alfaro, 1888). Esta lista contenía 1218 especies de fanerógamas y pteridófitas, aproximadamente el 75% de ellas basado en las recolecciones de Oersted. A sabiendas de que en su enumeración faltaba mucho, Alfaro contrató a **Juan** (John) **J. Cooper** (1843–1911) para recoger más muestras botánicas para enviar a especialistas en el exterior. Cooper hizo una serie de recolecciones tempranas importantes, la mayoría cerca de Cartago, su pueblo natal. Desde temprano Alfaro estableció una red de cooperación con naturalistas en el exterior (ver también, Standley, 1952b; Stone, 1956; Garrón, 1974); las muestras de Cooper se enviaron al Capitán **John Donnell Smith** (1829–1928), un botánico estadounidense.

Estos acontecimientos crearon el marco para la llegada, en noviembre, 1887, del botánico e ingeniero civil suizo **Henri François Pittier** (1857–1950). Pittier, con un

in lobbying for the creation of the Museo. With that goal in mind, the government had sent Alfaro to the Smithsonian Institution to study the organization and maintenance of collections and exhibits (see Garrón, 1974: 22; Gómez P. & Savage, 1983: 4; Kandler, 1987: 28; McCook, 2002: 29).

Although he studied sciences, Anastasio Alfaro was in certain aspects self-taught, like many scientists of the time (Eakin, 1999). One of his earliest achievements was to extract and translate from Hemsley what must qualify as the first attempt at a floristic inventory of Costa Rica (Alfaro, 1888). This accounted for 1218 species of phanerogams and pteridophytes, about 75% based on Oersted's collections. Cognizant of the shortcomings of his enumeration, Alfaro engaged **Juan** (John) **J. Cooper** (1843–1911), of Cartago, to collect additional botanical material for shipment to foreign specialists. Cooper prepared an important early series, mostly from near his hometown of Cartago. From early on, Alfaro established a network of cooperation with international scientists (see also Standley, 1952b; Stone, 1956; Garrón, 1974); Cooper's specimens were sent to the American botanist Capt. **John Donnell Smith** (1829–1928).

These developments set the stage for the arrival, in November 1887, of a Swiss botanist and civil engineer named **Henri** (Henry, Enrique) **François Pittier** (1857–1950). Pittier, who had earned a doctorate under famed evolutionist Ernst Haeckel (Eakin, 1999), was hired along with several other European professors (see below) to teach at the two new public high schools in San José, created by the reform-minded Soto government to promote public education (Kandler, 1987: 20; Monge-Nájera, 1994: 21; McCook, 1999). He would become the single most significant personality in the history of Costa Rican botany, if not science in general.

Henri François Pittier (1857–1950)
Courtesy Adina Conejo

"Determined, indefatigable, tyrannical" (Gómez P. & Savage, 1983: 4), Henri Pittier wasted little time. Within a few months of his arrival in Costa Rica, he convinced authorities of the necessity for a meteorological institute and observatory, which was built according to his plans, with him as its director (Eakin, 1999). In June 1889 the Instituto Físico-Geográfico Nacional (IFGN) was founded by the Costa Rican government, at the behest of Pittier and with the enthusiastic support of then Minister of Public Education **Mauro Fernández** (1843–1905). Pittier became the first director of the IFGN, which incorporated the Instituto Meteorológico and (for a few months) the Museo Nacional

doctorado que había obtenido con el famoso evolucionista Ernst Haeckel (Eakin, 1999), fue contratado junto con un grupo de otros profesores europeos (ver más adelante), para dar clases en San José en los dos colegios públicos nuevos, creados por el gobierno reformista de Soto para promover la educación pública (Kandler, 1987: 20; Monge-Nájera, 1994: 21; McCook, 1999). Pittier llegaría a ser el personaje más notable en la historia de la botánica costarricense, si no de su ciencia en general.

"Determinado, incansable, tiránico" (Gómez P. & Savage, 1983: 4), Henri Pittier no perdió el tiempo. A los pocos meses de su llegada a Costa Rica, él convenció a las autoridades de la necesidad de un instituto y observatorio meteorológico, el cual se construyó según sus planos, y con él como director (Eakin, 1999). En junio de 1889, el Instituto Físico-Geográfico Nacional (IFGN) fue fundado por el gobierno de Costa Rica, a instancias de Pittier, con el apoyo entusiasta del entonces Ministro de Instrucción Pública, **Mauro Fernández** (1843–1905). Pittier fue nombrado el primer director del IFGN, al cual se incorporó el Instituto Meteorológico y (por pocos meses) el Museo Nacional (Eakin, 1999). A su vez, Pittier subdividió el IFGN en secciones de geografía, meteorología y botánica (Eakin, 1999), de las cuales solamente la última interesa aquí. Pittier mismo mandó a traer a varios europeos para trabajar con él en el IFGN.

Adolphe Tonduz (1862–1921)
Cortesía Isabel Jiménez Alfaro, archivos Otón Jiménez

Durante el curso de la siguiente década (1890), Pittier concibió y realizó la primera exploración botánica metódica de Costa Rica. Este gran hito se logró con la ayuda logística de la United Fruit Company (Eakin, 1999) y la colaboración de algunos colegas suizos, especialmente el botánico del IFGN **Adolphe** (Adolfo) **Tonduz** (1862–1921) pero también con el entomólogo del Museo Nacional **Paul** (Pablo) **Biolley** (1862–1908). Durante estos inventarios, se recolectaron dos especímenes de cada planta (Eakin, 1999), uno para el IFGN y otro para mandar al especialista apropiado (usualmente en Baltimore, Bruselas, París o Ginebra). El programa incluyó varias expediciones de importancia histórica, casi legendaria, y bien documentadas, por ejemplo, a la región del Río Grande de Térraba (Pittier, 1890; Tonduz, 1893) y a la vertiente caribeña de la Cordillera de Talamanca (Tonduz, 1895). En resumidas cuentas, la única región grande del país que Pittier y sus colegas no visitaron fue el extremo norte, desde el este del Río Sapoá hasta el Río Frío en San Carlos.

(Eakin, 1999). The IFGN was subdivided by Pittier into geographical, meteorological, and botanical sections (Eakin, 1999), of which only the last concerns us here. Pittier himself requested that several European colleagues come work with him at the IFGN.

Over the course of the ensuing decade (1890s), Pittier conceived and realized the first systematic botanical exploration of Costa Rica. This landmark effort was accomplished, with logistical assistance from the United Fruit Company (Eakin, 1999) and in collaboration with a number of his Swiss colleagues, especially IFGN botanist **Adolphe** (Adolfo) **Tonduz** (1862–1921), but also including Museo Nacional entomologist **Paul** (Pablo) **Biolley** (1862–1908). During these inventories, two specimens of each plant were gathered (Eakin, 1999), one for the IFGN and one to be sent to an appropriate specialist (usually in Baltimore, Brussels, Paris, or Geneva). The collecting agenda featured several epic and well-chronicled expeditions, e.g., to the Río Grande de Térraba region (Pittier, 1890; Tonduz, 1893) and the Caribbean slope of the Cordillera de Talamanca (Tonduz, 1895). When all was said and done, the only significant portion of the country not visited by Pittier and his colleagues was in the far north, from the Río Sapoá east to the Río Frío de San Carlos.

Paul Biolley (1862–1908)
Courtesy Museo Nacional de Costa Rica

The collections accumulated by the botanical section of the IFGN (more than 10,000 specimens by 1895) became the Herbario Nacional (Eakin, 1999). During Pittier's tenure as IFGN director, the Herbario eventually swelled to ca. 20,000 numbers, about 60% of which can be credited to Tonduz (Häsler & Baumann, 2000; see also Jiménez, 1971). Nearly 4000 species were added to the Costa Rican flora (building upon Alfaro's list), yielding a total (by 1908) of more than 5000. In an effort to document this burgeoning diversity, Pittier sought to produce the first formal, botanical flora of Costa Rica, *Primitiae florae costaricensis,* in conjunction with a Belgian colleague, **Théophile Alexis Durand** (1855–1912). This ambitious undertaking (which included even non-vascular cryptogams) appeared in three volumes and 12 fascicles, published from 1891 to 1905 (see Durand & Pittier, 1891a–1896; Pittier, 1898–1900, 1901, 1904–1905). Foreshadowing modern tropical floras, all of the taxonomic treatments were contributed by non-resident specialists, mainly Swiss, Belgian, and German. The most important institutional collaborators (mainly for specimen identification) were the Royal Herbarium in Brussels, the Boissier Herbarium in Geneva, and the Paris Museum (Eakin, 1999). Unfortunately, the flora was never

La colección acumulada por la sección botánica del IFGN (más de 10,000 muestras al año 1895) se convirtió en el Herbario Nacional (Eakin, 1999). Durante la gestión de Pittier como Director, el herbario eventualmente aumentó hasta cerca de 20,000 números, ca. del 60% de ellos acreditado a Tonduz (Häsler & Baumann, 2000; ver también Jiménez, 1971). A la lista iniciada por Alfaro se le sumaron casi 4000 especies a la flora costarricense, para llegar, en 1908, a un total de más de 5000 especies. Con la idea de documentar tan creciente diversidad, Pittier publicó la *Primitiae florae costaricensis,* en conjunto con un colega belga, **Théophile Alexis Durand** (1855–1912). Este ambicioso trabajo (que incluía hasta musgos, hongos y líquenes) apareció en tres volúmenes y 12 fascículos entre 1891 y 1905 (ver Durand & Pittier, 1891a–1896; Pittier, 1898–1900, 1901, 1904–1905). Como era típico de las floras de las regiones tropicales en el siglo XX, todos los tratamientos taxonómicos fueron hechos por especialistas no residentes, en este caso principalmente suizos, belgas y alemanes. Las instituciones colaboradoras más importantes (principalmente para la identificación de los especímenes) fueron el Herbario Royal en Bruselas, el Herbario Boissier en Ginebra y el Museo de París (Eakin, 1999). Lamentablemente, la flora nunca se concluyó. Entre los grupos que se excluyeron figuran las gimnospermas y las monocotiledóneas (a excepción de Araceae e Iridaceae), además de familias de dicotiledóneas tan importantes como Cactaceae, Fagaceae, Lauraceae, Moraceae, Rubiaceae, Sapindaceae, Solanaceae y Urticaceae.

Théophile Alexis Durand (1855–1912)
Revue de l'Horticulture Belge et Étrangère 38: 45. 1912

Las difíciles condiciones asociadas con la caída del precio del café hicieron que el gobierno de Costa Rica cerrara el IFGN en 1898, con lo cual el Museo Nacional tomó bajo su cargo al herbario. A pesar de todo, el IFGN se revivió en 1901 y otra vez incorporó al Museo Nacional (a la satisfacción de Pittier); sin embargo, muy poca investigación botánica se hizo en el instituto de allí en adelante (Eakin, 1999). Con el tiempo, aumentaron los desacuerdos de Pittier con el Gobierno y sus colegas, y tras discuciones sobre muestras enviadas a la Feria Mundial de St. Louis en 1904, Pittier dimitió de su puesto como director del IFGN (Kandler, 1987: 30; Eakin, 1999). En enero de 1905, Pittier se incorporó, como explorador botánico, al Departamento de Agricultura de los Estados Unidos, en Washington, D.C., a donde llevó su valioso herbario personal para

completed. Among those groups not covered were gymnosperms and monocots (except Araceae and Iridaceae), as well as such important dicot families as Cactaceae, Fagaceae, Lauraceae, Moraceae, Rubiaceae, Sapindaceae, Solanaceae, and Urticaceae.

Dire economic conditions associated with a drastic drop in the price of coffee eventually forced the Costa Rican government to close the IFGN in 1898 (Eakin, 1999), whereupon the Museo Nacional took control of the herbarium. In 1901 the IFGN was unexpectedly revived, incorporating the Museo (and thereby realizing one of Pittier's dreams); however, almost no botanical research took place at the institute after this time (Eakin, 1999). Years of confrontations, with the government and with his colleagues, exacted their toll on Pittier, and over discussions about specimens sent to the St. Louis World's Fair in 1904, he resigned as IFGN director (Kandler, 1987: 30; Eakin, 1999). In January 1905, Pittier signed on as a botanical explorer for the United States Department of Agriculture in Washington, D.C., and deposited his valuable personal herbarium in the United States National Herbarium (McCook, 1999). The IFGN soldiered on, under Anastasio Alfaro, until 1910, at which time it was officially abolished and the Herbario Nacional was again acquired by the Museo Nacional (Kandler, 1987), this time for good. For further details about Pittier and this period, see also Conejo G. (1972, 1975).

Henri Pittier's era, 1887–1904, "represented a period of exceptional activity in Costa Rican science" (Eakin, 1999: 145). In a mere 17 years, the efforts of Pittier and his European and Costa Rican colleagues had transformed Costa Rica into the botanically most thoroughly explored country in Latin America, with one of the best and largest herbaria (Standley, 1937b). They also made a strong run at completing the first country flora. Pittier's final major publication on Costa Rican plants, *Ensayo sobre las plantas usuales de Costa Rica* (Pittier, 1908), is replete with vital information and remains a standard reference in the form of the augmented second edition (Pittier, 1957), published posthumously. The IFGN team also undertook groundbreaking work in the fields of climatology, cartography, agronomy, and ethnography; however, it must also be said that they collaborated minimally with other Latin American scientists, and provided scientific training to only a few Costa Ricans (Eakin, 1999).

A. Alfaro, J. Child, Karl Wercklé
(1860–1924)
Courtesy Museo Nacional de Costa Rica

Fueled by Pittier's exuberance, botanical exploration of Costa Rica retained considerable momentum even following his departure. Biolley and Tonduz continued on until 1908 and 1920, respectively. **Karl** (Carlos) **Wercklé** (1860–1924), an eccentric German horticultur-

depositarlo en el Herbario Nacional de los Estados Unidos (McCook, 1999). El IFGN siguió adelante bajo el cuidado de Anastasio Alfaro hasta 1910, cuando fue disuelto y de una vez por todas el Herbario Nacional quedó como parte del Museo Nacional. Para más detalles sobre Pittier y este período, ver también Conejo G. (1972, 1975).

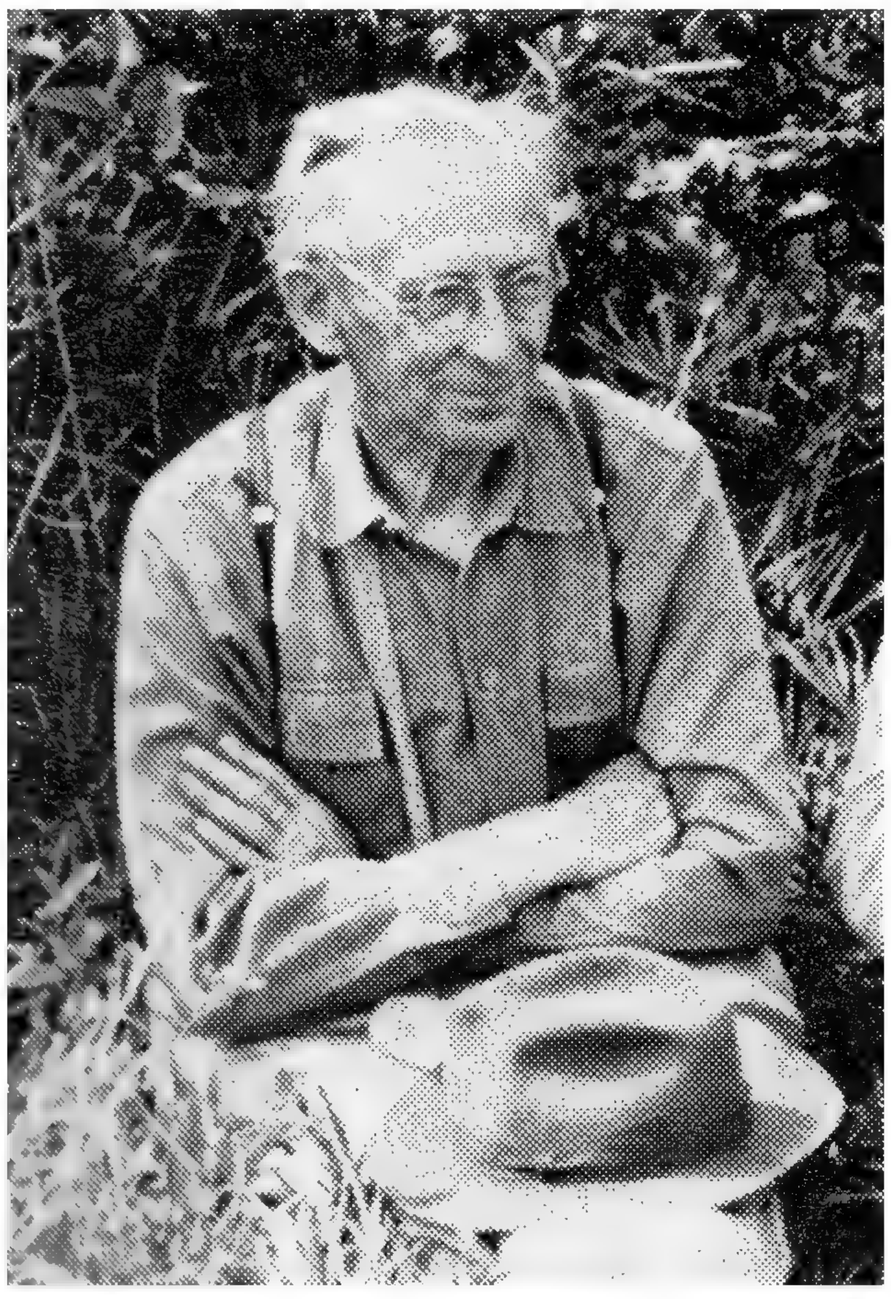
La era de Henri Pittier, 1887–1904, "representaba un período de actividad excepcional en la ciencia de Costa Rica" (Eakin, 1999: 145). En sólo 17 años los esfuerzos suyos junto a colegas europeos y costarricenses hicieron de Costa Rica el país mejor conocido botánicamente de América Latina y poseedor de uno de los mejores y más grandes herbarios (Standley, 1937b). También hicieron un buen intento para terminar la primera flora del país. La última gran obra de Pittier sobre las plantas de Costa Rica, *Ensayo sobre las plantas usuales de Costa Rica* (Pittier, 1908), está llena de información valiosa y su segunda edición aumentada (Pittier, 1957), que se publicó póstumamente, constituye aún una referencia importante. El equipo del IFGN también abrió nuevos caminos en los campos de climatología, cartografía, agronomía y etnografía; sin embargo, cabe decir que su colaboración con otros científicos latinoamericanos fue mínima, y solamente capacitaron a unos pocos costarricenses en estos campos (Eakin, 1999).

La exploración botánica de Costa Rica, alimentada por el entusiasmo botánico de Pittier, continuó con bastante ímpetu, aún tras la salida de éste del país. Biolley y Tonduz la prosiguieron hasta 1908 y 1920, respectivamente. **Karl** (Carlos) **Wercklé** (1860–1924), un excéntrico horticultor alemán, llegó a Costa Rica en la época de Pittier y se quedó hasta su muerte (Gómez P., 1977, 1978). Aunque solía preparar sus recolecciones de manera descuidada y con notas de campo muy escuetas, Wercklé tenía muy buen ojo para cosas nuevas (Häsler & Baumann, 2000: 145) y exploraba regiones poco conocidas y muy ricas florísticamente (ver también Standley, 1926; Jiménez, manuscrito). Particularmente significativas son sus colecciones de helechos y orquídeas, que comprenden muchos tipos, y dejó como legado un análisis de primera mano, muy elogiado, de la fitogeografía de Costa Rica (Wercklé, 1909). El trabajo de campo de Wercklé—además del de Tonduz, y básicamente, de todos los naturalistas extranjeros (especialmente los estadounidenses) en Costa Rica durante la primera mitad del siglo XX—se benefició con el apoyo de Doña **Amparo López-Calleja de Zeledón** (1870–1951), la esposa del renombrado ornitólogo costarri-

Amparo López-Calleja de Zeledón
(1870–1951)
Cortesía Dr. Gabriel Quesada

ist, arrived in Costa Rica during the Pittier era and remained until his death (Gómez P., 1977, 1978). Though Wercklé's collections were usually carelessly prepared and poorly annotated, he had a good eye for novelties (Häsler & Baumann, 2000: 145) and explored little known and floristically rich regions (see also Standley, 1926; Jiménez, manuscript). His discriminating fern and orchid collections, comprising many types, were particularly significant, and he left an early and much acclaimed first-hand analysis of Costa Rican phytogeography (Wercklé, 1909). Wercklé's field work—as well as that of Tonduz and basically all the foreign naturalists (especially the Americans) who visited Costa Rica during the first half of the 20th century—benefited from the patronage of Cuban-born Doña **Amparo López-Calleja de Zeledón** (1870–1951), wife of famed Costa Rican ornithologist **José Cástulo Zeledón,** who gave honor to her given name (amparo = refuge, shelter). Doña Amparo not only sponsored and cared for the naturalists of her time (especially Wercklé), but also participated substantially in the study of Costa Rican natural history (see, e.g., Standley, 1952a; Jiménez, 1959, manuscript). Her personal collection of living orchids yielded many valuable records (see Schlechter, 1923: 3–5).

German botanist **Alexander Curt Brade** (1881–1971), who was to achieve much greater fame in Brazil, arrived in Costa Rica in February 1908 at the invitation of his brother, horticulturist **Alfred** (Alfredo) **Brade** (1867–1955). Don Alfredo had arrived in Costa Rica in 1892, and remained until his death, collaborating with his Costa Rican naturalist colleagues and corresponding widely with botanical scholars of the time. Although he made a living as a gardener, florist, and landscape architect, he was famously generous, and his personal garden was in many ways more of a botanical garden than a commercial enterprise (see Jiménez, 1959). Curt Brade was in Costa Rica for just two and a half years, but explored widely during that time (see Markgraf, 1973; Windisch, 2000). The Brade bothers collected orchids commercially, but Curt also prepared many herbarium specimens, especially of ferns (Windisch, 2000). His 912 fern specimens, representing 502 species, were later worked on by H. Christ, E. Rosenstock, and G. Hieronymus (Pabst, 1967), and yielded 60 new species. Schlechter (1923) described 56 new species of Orchidaceae from the Costa Rican collections of the Brade brothers.



Alexander Curt Brade (1881–1971)
Courtesy Willdenowia 6: 213. 1971

The activities of Pittier and his associates must also have encouraged the ascendancy of native Costa Rican botanists.

cense **José Cástulo Zeledón.** Esta gran dama, cubana por nacimiento, hizo honor a su nombre (ver, p. ej., Standley, 1952a; Jiménez, 1959, manuscrito). Además de ser patrocinadora de los naturalistas de su época (sobre todo Wercklé), también participó sustancialmente en el estudio de la historia natural de su país adoptivo. De su colección personal de orquídeas vivas resultaron muchos reportes valiosos (ver Schlechter, 1923: 3–5).

El botánico alemán **Alexander Curt Brade** (1881–1971), quien llegaría a ser mucho mejor conocido por su trabajo en Brasil, llegó a Costa Rica en febrero de 1908, invitado por su hermano, horticultor **Alfred** (Alfredo) **Brade** (1867–1955). Don Alfredo había llegado en 1892 a Costa Rica, donde se quedó por el resto de su larga vida. Fue un colaborador servicial con todos sus colegas naturalistas en el país y mantuvo una correspondencia copiosa con destacados botánicos de su día. Aunque ganara la vida como jardinero, florero y diseñador de jardines, era famosamente generoso y su jardinería servía más como jardin botánico que como venta de flores (ver Jiménez, 1959). Curt Brade se quedó en Costa Rica por sólo dos años y medio, pero realizó amplias exploraciones durante ese período (ver Markgraf, 1973; Windisch, 2000). Los hermanos Brade hicieron negocios con las orquídeas, pero Curt también preparó muchas muestras de herbario, especialmente de helechos (Windisch, 2000). Sus 912 muestras de helechos fueron estudiadas luego por H. Christ, E. Rosenstock y G. Hieronymus (Pabst, 1967), quienes identificaron 502 especies, 60 de ellas nuevas. Con base en la colección de los hermanos Brade, la colección Schlechter (1923) describió 56 especies nuevas de Orchidaceae de Costa Rica.

Alberto M. Brenes (1870–1948)
Cortesía Luis Diego Gómez

Las actividades de Pittier y sus asociados tal vez estimularon el surgimiento de muchos botánicos costarricenses. **Alberto M. Brenes** (1870–1948) regresó a su país, con un doctorado en historia natural de Ginebra (gracias a una beca de la administración de Soto), para comenzar su carrera científica en 1902. Su trabajo botánico de campo se concentró en los alrededores de su pueblo natal, San Ramón, una región ecológicamente compleja y florísticamente diversa. La colección de Brenes, con más de 20,000 números, sigue siendo la más importante de un solo individuo, en el estudio de la flora de Costa Rica (véase también Ortiz O., 2002 y Sánchez P., 2002). El erudito farmacéutico **Otón Jiménez** (1895–1988), a la edad de sólo 15, inició en 1910 una larga vida dedicada a la recolección botánica, la correspondencia y la publicación. Fue di-

Alberto M. Brenes (1870–1948), with a doctorate in natural history from Geneva (courtesy of a scholarship from the Soto administration), launched his scientific career in his native country in 1902. His botanical field work was concentrated in the ecologically complex and floristically diverse region about his hometown of San Ramón. Brenes's collection, eventually comprising more than 20,000 numbers, remains the single most important individual contribution to Costa Rican floristics (see also Ortiz O., 2002, and Sánchez P., 2002). The similarly worldly pharmacist **Otón Jiménez** (1895–1988) began a long lifetime of occasional botanical collecting, correspondence, and publication in 1910, at the tender age of 15, and was director of the Herbario Nacional from 1911 to 1914 (Kandler, 1987). Pittier knew the young Otón and wrote that he was "the only botanical follower of the botanists of the Costa Rican exploration," a "disciple of Tonduz and a student of pharmacy, who has already done a large amount of collecting and may yet surpass his master" (see Häsler & Baumann, 2000: 145). In 1921 **Guillermo Acosta** contributed a small and unnumbered, but novelty-rich, set of orchid collections from the San Ramón area (see Schlechter, 1923: 270).

Otón Jiménez (1895–1988)
Courtesy Hunt Institute of Botanical Documentation

Americans were conspicuously underrepresented among the botanical pioneers in Costa Rica. After Sutton Hayes, the second American to collect plants in Costa Rica may have been **Alexander Agassiz** (1835–1910), who spent a single day (February 28) on Cocos Island when the U.S.S. *Albatross* stopped there in 1891 (Rose, 1892). The early botanical exploration of Cocos Island, annexed by Costa Rica in 1888, was characterized by such brief forays, mostly from passing American ships en route to or from the Galápagos (see, e.g., Stewart, 1912; Svenson, 1935; Fournier O., 1966). In April 1893, **William C. Shannon** (1851–1905), an American surgeon, botanized sparingly in the Guanacaste region (see Smith, 1898c), mainly in the basin of the Río Sapoá. John Donnell Smith, of Johns Hopkins University in Baltimore, collected in Costa Rica for several months during 1896, working with Anastasio Alfaro and Henri Pittier (Eakin, 1999). Smith, though better known for his work on the Guatemalan flora, was the sole American contributor to *Primitiae florae costaricensis,* for which he authored two major fascicles (Smith, 1898a, 1898b). Later dubbed the "father of Central American botany" (Jiménez, 1978), Smith reigned as the foremost authority on the Central American flora for a few decades, early in the 20th century.

rector del Herbario Nacional desde 1911–1914 (Kandler, 1987). Pittier conoció al joven Otón desde niño, y escribió que éste era "el único seguidor botánico de los botánicos de la exploración de Costa Rica", un "discípulo de Tonduz y estudiante de farmacia, quien ya ha recolectado mucho y posiblemente superará a su maestro" (ver Häsler & Baumann, 2000: 145). En 1921, **Guillermo Acosta** contribuyó con una pequeña colección de orquídeas, de muestras sin numerar, pero ricas en novedades, de la región de San Ramón (ver Schlechter, 1923: 270).

Entre los pioneros botánicos de Costa Rica figuran pocos estadounidenses. Después de Sutton Hayes, el segundo de ellos en recolectar plantas en Costa Rica posiblemente fue **Alexander Agassiz** (1835–1910), quien estuvo sólo un día (28 febrero de 1891) en la Isla del Coco, cuando el U.S.S. *Albatross* se detuvo allí (Rose, 1892). La exploración botánica temprana de la isla, anexada por Costa Rica en 1888, fue caracterizada por tales estadías breves, principalmente de barcos estadounidenses en ruta hacia o desde las islas Galápagos (ver, p. ej., Stewart, 1912; Svenson, 1935; Fournier O., 1966). En abril de 1893, **William C. Shannon** (1851–1905), un cirujano estadounidense, hizo unas pocas recolecciones botánicas en la región de Guanacaste (ver Smith, 1898c), principalmente en la cuenca del Río Sapoá. John Donnell Smith, de Johns Hopkins University en Baltimore, durante varios meses en 1896, hizo recolecciones en Costa Rica, donde trabajó con Anastasio Alfaro y Henri Pittier (Eakin, 1999). Aunque mejor conocido por su trabajo sobre la flora de Guatemala, Smith fue autor de dos importantes fascículos de la *Primitiae florae costaricensis* (Smith 1898a, 1898b), y el único estadounidense entre los autores de esa obra. Posteriormente llamado "el padre de la botánica centroamericana" (Jiménez, 1978), Smith fue la máxima autoridad en la flora centroamericana durante varias décadas a inicios del siglo XX.

John Donnell Smith (1829–1928)
Cortesía Brenesia 14-15: 402. 1978

El flujo de botánicos estadounidenses a Costa Rica aumentó dramáticamente a partir de 1900, probablemente estimulado por Pittier, quien residía en Washington, D.C. y permaneció allí hasta 1919. Entre los botánicos establecidos en Washington que recolectaron muestras en Costa Rica durante el primer tercio del siglo XX, están **O. F. Cook** (1867–1949) y **C. B. Doyle** (1884–1973), quienes se concentraron principalmente en las palmas; **A. S. Hitchcock** (1865–1935), un especialista en gramíneas;

The influx of American botanists to Costa Rica picked up dramatically after 1900, and was probably stimulated in part by Pittier's having taken up residence in Washington, D.C., where he remained until 1919. Among the Washington-based Americans who collected in Costa Rica during the first third of the 20th Century were **O. F. Cook** (1867–1949) and **C. B. Doyle** (1884–1973), who concentrated mainly on palms; **A. S. Hitchcock** (1865–1935), an agrostologist; **William R. Maxon** (1873–1948), a pteridologist (see Maxon, 1906; Nash, 1907); and **Paul Carpenter Standley** (1884–1963), a general collector. They were joined by other Americans, including **Jesse M. Greenman** (1867–1951), who became the first curator from the Missouri Botanical Garden to collect plants in Costa Rica, when he visited with his son in search of *Senecio* (Asteraceae) in early 1922; lichenologist **Carroll W. Dodge** (1895–1988), who came to Costa Rica in 1925 and again in 1929–1930 (Dodge, 1930, 1933); and **Harvey E. Stork** (1890–1959), of Carleton College, Minnesota, who collected mainly in the Central Valley region in 1928. Visitors of other nationalities also made notable plant collections in Costa Rica during this period, especially Austrian botanist **Otto Porsch** (1875–1959) who, accompanied by countryman **Giorgio Cufodontis** (1896–1974), collected in disparate regions of the country in 1930 (see Porsch, 1932); and Swiss botanist (based in Germany) **Walter Kupper** (1874–1953), who gathered some 2100 numbers in 1931 and 1932, and became the first botanist to ascend Cerro Chirripó (Suessenguth, 1942; Weber, 1958: 145).

William R. Maxon (1873–1948)
Courtesy Isabel Jiménez Alfaro,
Otón Jiménez archives

Among all the foreign researchers enumerated in the foregoing paragraph, one stands out particularly. Paul Standley, a native of Missouri and one of the most prolific botanical collectors and authors ever to work in the Mesoamerican region, had already produced four major floras by the time he turned his attention to Costa Rica. Standley (1937b: 49) "had the good fortune to be associated intimately with [Pittier] for a number of years, and heard from his lips much about

Jesse M. Greenman (1867–1951)
Missouri Botanical Garden archives

Paul Carpenter Standley (1884–1963)
Archivos Washington Biologists' Field Club

William R. Maxon (1873–1948), un especialista en helechos (ver Maxon, 1906; Nash, 1907); y **Paul Carpenter Standley** (1884–1963), un generalista. Entre los estadounidenses que se les unieron, puede incluirse a **Jesse M. Greenman** (1867–1951); el liquenólogo **Carroll W. Dodge** (1895–1988), quien visitó Costa Rica en 1925 y otra vez en 1929–1930 (Dodge, 1930, 1933); y **Harvey E. Stork** (1890–1959), del Carleton College, Minnesota, quien recolectó principalmente en la región del Valle Central en 1928. Greenman llegó a principios de 1922, en busca de especies de *Senecio* (Asteraceae), y se convirtió en el primer curador del Jardín Botánico de Missouri en recolectar plantas en Costa Rica. Visitantes de otras nacionalidades también hicieron recolecciones notables en Costa Rica durante este período, especialmente los botánicos austríacos **Otto Porsch** (1875–1959) y **Giorgio Cufodontis** (1896–1974), los cuales recolectaron en 1930 en diferentes partes del país (ver Porsch, 1932); y el suizo (radicado en Alemania) **Walter Kupper** (1874–1953). Este último reunió aproximadamente 2100 números entre 1931 y 1932, y fue el primer botánico en subir al Cerro Chirripó (Suessenguth, 1942; Weber, 1958: 145).

Entre todos los investigadores extranjeros enumerados en el párrafo anterior, se destaca especialmente Paul Standley, nativo de Missouri, EUA, y uno de los botánicos más prolíficos en la región mesoamericana, quien ya había producido cuatro floras importantes antes de dirigir su atención hacia Costa Rica. Standley (1937b: 49) tuvo "la buena fortuna de haberse asociado íntimamente con [Pittier] por unos años, y de haber escuchado de su propia boca mucho sobre el trabajo que realizaba en Costa Rica. Fue la descripción favorable y fecunda [de Pittier] lo que motivó [en Standley] las ganas de visitar" el país. Durante las dos temporadas que estuvo en Costa Rica (las épocas secas de 1923–1924 y 1925–1926), Standley viajó por gran parte del país (ver Standley, 1937b: 54–55; Calderón, 1963; Jiménez, 1963; Valerio R., 1963), a menudo en compañía de uno de los dos botánicos costarricenses **Juvenal Valerio** (1900–1971) o **Rubén Torres Rojas** (1890–1978). Con un reto de 300 especímenes diariamente, y secando todo su material en el campo (Lankester, 1963), Standley y sus colegas acumularon un total extraordinario de 15,000 números de Costa Rica (eso sí, la mayor parte de ella carece de duplicados y está depositada en el Herbario Nacional de los Estados Unidos). Después de haberse trasladado al Field Museum of Natural History de Chicago,

his work in Costa Rica. It was [Pittier's] sympathetic and fluent description that first gave [Standley] a desire to visit" the country. During his two seasons in Costa Rica (the winters of 1923–1924 and 1925–1926), Standley traveled widely (see Standley, 1937b: 54–55; Calderón, 1963; Jiménez, 1963; Valerio R., 1963), often in the company of Costa Rican botanists **Juvenal Valerio** (1900–1971) or **Rubén Torres Rojas** (1890–1978). Aiming for 300 specimens each day, and drying all their own material in the field (Lankester, 1963), Standley and associates amassed an extraordinary total of 15,000 numbers in Costa Rica (though mostly unicates deposited at the United States National Herbarium). Working largely from his own collections and those of Oersted, Pittier and associates, and Brenes, Standley produced the first comprehensive *Flora of Costa Rica,* which appeared in four parts in 1937 and 1938 (by which time he had moved to Chicago's Field Museum of Natural History). The original intent had been to publish the first edition in Spanish; however, funding difficulties proved insurmountable (McCook, 1999), and less than 200 pages of *Flora de Costa Rica* (Standley, 1937a–1940) were ever published (compared with the 1616-page English text).

According to Standley's (1938b: 1571) own statistics, his flora treated 6085 species of seed plants, including 104 naturalized species and 270 species known only from cultivation. Sixteen genera and an astounding 2299 species were indicated as endemic. Lacking rigorous descriptions and (except for Part IV) keys, Standley's flora was essentially an annotated checklist. Nonetheless, it marked a major step forward for Costa Rican floristics, and has stood to the present day as the standard reference for most families of seed plants (see also Jiménez, 1963).

Anastasio Alfaro reigned as director of the Museo Nacional until his retirement in 1930, when he was replaced briefly by **José Fidel Tristán** (1874–1932). **Manuel Valerio** (1887–?) directed the Museo from 1932 to 1934, followed by Juvenal Valerio, who served until 1943 (Kandler, 1987). Plant exploration in Costa Rica flourished throughout this period, galvanized by the publication of Standley's landmark flora. Costa Rican botanists Alberto Brenes, Otón Jiménez, Juvenal Valerio, and Rubén Torres were joined by numerous compatriots, including **José María Orozco** (1884–1971; see Barquero, 1982, for more about Orozco) and **Fernando Solís Rojas,** pharmacist **Manuel Quirós Calvo** (1904–1953), and Manuel Valerio. Important collections were also contributed by resident expatriates, including Englishman **Charles H. Lankester** (1879–1969), based near Cartago

Charles H. Lankester (1879–1969)
Courtesy Kakteen und andere Sukkulenten 38: 189. 1987

Juvenal Valerio (1900–1971)
Cortesía Herbario Juvenal Valerio

Standley produjo la primera *Flora of Costa Rica* exhaustiva. Esta se hizo con base en sus propias colecciones y las de Oersted, de Pittier y colegas y de Brenes, y apareció en cuatro partes entre 1937 y 1938. Originalmente se había pensado publicar la primera edición completa en español; sin embargo, por problemas de financiamiento (McCook, 1999), sólo alcanzaron a publicarse menos de 200 páginas de *Flora de Costa Rica* (Standley, 1937a–1940), comparado con las 1616 páginas en inglés.

Según sus propias estadísticas, Standley (1938b: 1571) presentó en su obra 6085 especies de plantas con semillas (espermatófitas), incluyendo 104 naturalizadas y 270 cultivadas. Dieciseis géneros y 2299 especies (cantidad asombrosa) fueron catalogados como endémicos. Con descripciones poco rigurosas y sin claves (excepto en la última parte), la flora de Standley fue básicamente una lista anotada. No obstante, marcó una nueva era en el estudio de la flora de Costa Rica y hasta la fecha es la principal referencia para la mayoría de las familias de espermatófitas (ver también Jiménez, 1963).

Anastasio Alfaro trabajó como director del Museo Nacional hasta su jubilación en 1930, cuando **José Fidel Tristán** (1874–1932) lo sustituyó brevemente. **Manuel Valerio** (1887–?) dirigió el Museo durante 1932–1934, seguido por Juvenal Valerio, quien sirvió hasta 1943 (Kandler, 1987). La exploración botánica de Costa Rica siguió fuerte a lo largo de este período, estimulada por el verdadero hito, la flora de Standley. A los botánicos costarricenses Alberto Brenes, Otón Jiménez, Juvenal Valerio y Rubén Torres se unieron los agrónomos **José María Orozco** (1884–1971; ver Barquero, 1982, para más sobre Orozco) y **Fernando Solís Rojas,** el farmacéutico **Manuel Quirós Calvo** (1904–1953) y Manuel Valerio. Algunos extranjeros residentes en Costa Rica también aportaron importantes recolecciones, incluso el inglés **Charles H. Lankester** (1879–1969), radicado cerca de Cartago (ver Jiménez, 1967); el estadounidense **Alexander Skutch** (1904–2004), radicado cerca de Vara Blanca de Sarapiquí y luego, por muchos años, cerca de San Isidro de El General; y el estadounidense **Austin Smith,** radicado en Zarcero de Alfaro Ruiz. En 1943, un equipo de visitantes estadounidenses, bajo la dirección de **C. A. Merker** y con la participación del también silvicultor **William R. Barbour** y los botánicos **Elbert L. Little Jr.** (n. 1907) y **William A. Dayton** (1885–1958), examinaron los recursos boscosos de Costa Rica en conexión con el esfuerzo de guerra estadounidense; produjeron (entre otras cosas) una lista anotada de árboles forestales

(see Jiménez, 1967); American **Alexander Skutch** (1904–2004), based first near Vara Blanca de Sarapiquí and, over many years, near San Isidro de El General; and American **Austin Smith**, based in Zarcero de Alfaro Ruiz. In 1943, a visiting American team, led by **C. A. Merker** and including fellow forester **William R. Barbour** and botanists **Elbert L. Little Jr.** (b. 1907) and **William A. Dayton** (1885–1958), surveyed Costa Rican forest resources in connection with the U. S. war effort, producing (among other things) an annotated list of important forest trees and a crude vegetation map of the country (Merker et al., 1943). These were perhaps the first botanists to utilize the Pan-American Highway, then newly opened, as an access route to the Talamancan oak forests (Barbour, 1943). Their botanical collections were identified by Paul Standley, who would declare shortly thereafter that, as of 1945, "no other tropical American country had received so much attention from resident botanists" as Costa Rica (quoted in McCook, 1999: 120).

Austin Smith
Courtesy Luis Diego Gómez

The ensuing quarter century, from the mid-1940s until well into the 1960s, was relatively unproductive for Costa Rican botany. "During this period the collections [at the Museo Nacional] were badly curated, the libraries pillaged, and the efforts of sixty-five years of struggling dedication wasted" (Gómez P. & Savage, 1983: 5). A significant factor in all of this is that the Museo had begun to esteem archeology over natural history (Kandler, 1987). Nonetheless, some botanical progress was made, and several noteworthy figures emerged. In 1949, **Richard W. Holm** (1925–1987) and **Hugh H. Iltis** (b. 1925), while graduate students, botanized in various neglected corners of Costa Rica, including the Llanura de Los Guatusos (in the region never explored by Pittier's group). Their painstaking collections included many large palms, some still not otherwise recorded from these regions. In 1950, the Museo Nacional moved to its present quarters (Kandler, 1987), an old military garrison (the Cuartel de Bellavista) and, before that, the house of Mauro Fernández. During the 1950s, **Jorge León** (b. 1916) and **Rafael Lucas Rodríguez** (1915–1981) became the first Costa Ricans to obtain Ph.D. degrees in systematic botany. León served for a time as director of the Costa Rican Herbario Nacional (CR), and enjoyed an illustrious career with several international institutions; his botanical contributions include a regional revision of the large and difficult genus *Inga* (Fabaceae/Mimosoideae; León, 1966), a widely used text on cultivated plants (León, 1987), and (as coauthor) a compendium of common names of Costa Rican

Alexander Skutch (1904–2004)
Cortesía Centro Científico Tropical

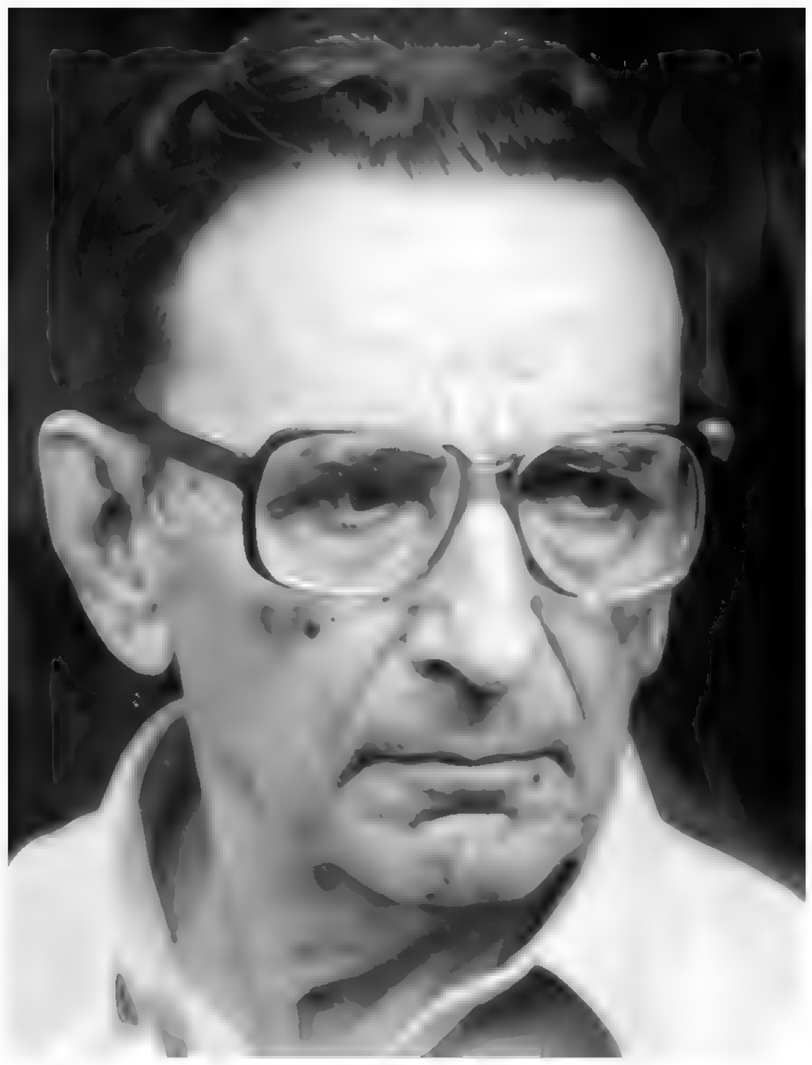
importantes y un mapa rudimentario de la vegetación del país (Merker et al., 1943). Éstos eran quizás los primeros botánicos en utilizar la Carretera Interamericana, entonces abierta nuevamente, como ruta de acceso a los bosques de roble de Talamanca (Barbour, 1943). Las muestras botánicas de ellos fueron identificadas por Paul Standley, quien llegó a declarar poco después que, para 1945, "ningún otro país del trópico americano había recibido tanta atención por parte de los botánicos residentes" como Costa Rica (citado en McCook, 1999: 120).

El siguiente cuarto de siglo, desde la mitad de la década de 1940 hasta bien avanzada la de 1960, fue relativamente infructuoso para la botánica costarricense. "Durante este período las colecciones [en el Museo Nacional] fueron mal curadas, las bibliotecas saqueadas y los esfuerzos de sesenta y cinco años de lucha dedicada, desperdiciados" (Gómez P. & Savage, 1983: 5). Un factor significativo en todo esto es que el Museo había comenzado a valorar más a la arqueología que a la historia natural (Kandler, 1987). Sin embargo, la botánica siempre avanzaba algo y se destacaron algunas personalidades. En 1949, **Richard W. Holm** (1925–1987) y **Hugh H. Iltis** (n. 1925), durante sus estudios de doctorado, hicieron recolecciones botánicas en varios rincones olvidados de Costa Rica, entre ellos la Llanura de Los Guatusos (en la región que el equipo de Pittier nunca visitó). Dentro de sus esmeradas recolecciones estaban muchas palmas grandes, algunas de las cuales no se han vuelto a registrar de esas regiones. En 1950, el Museo Nacional se trasladó a su ubicación actual (Kandler, 1987), el antiguo Cuartel de Bellavista (y antes, la casa de Mauro Fernández). Durante la década de 1950, **Jorge León** (n. 1916) y **Rafael Lucas Rodríguez** (1915–1981) fueron los primeros costarricenses en conseguir un Ph.D. en botánica sistemática. León funcionó por algún tiempo como director del Herbario Nacional de Costa Rica (CR), y gozó de una carrera ilustre con varias instituciones internacionales. Entre sus contribuciones a la botánica cuentan una revisión regional del difícil y extenso género *Inga* (Fabaceae/Mimosoideae; León, 1966), un texto muy utilizado sobre plantas cultivadas (León, 1987) y (como coautor) un compendio de nombres comunes de las plantas de Costa Rica (León & Poveda Á., 2000). Rodríguez llegó a ser un profesor destacado en la Universidad de Costa Rica (UCR), donde jugó papeles decisivos en el establecimiento de la *Revista de Biología Tropical*, en 1953, y la creación del Departamento de Biología, en 1956 (Burlingame, 2002; Morales, 2003).

plants (León & Poveda Á., 2000). Rodríguez became a distinguished professor at the Universidad de Costa Rica (UCR), where he played pivotal roles in establishment of the *Revista de Biología Tropical*, in 1953, and the creation of the Department of Biology, in 1956 (Burlingame, 2002; Morales, 2003). Rodríguez is also fondly recalled for his teaching and painting; his beautiful, technically detailed watercolors, mainly of orchids, are showcased in Rodríguez et al. (1986). **Alfonso Jiménez** (b. 1921) undertook the reorganization and modernization of the Museo Nacional, and made important collections throughout the country. During 1956–1957, German botanist **Hans Weber** (b. 1911) conducted pioneering field investigations on the highest Costa Rican summits, leading to his landmark paper on the country's paramos (Weber, 1958, 1959). German plant enthusiast **Clarence Kl. Horich** (1930–1994) came to Costa Rica in 1957 and remained until his death, collecting horticultural subjects in all parts of the country (Hönig, 1994). His wealth of knowledge, mainly on cacti and orchids, was never fully tapped. On the other hand, American **Paul Hamilton Allen** (1911–1963), a former student of the Missouri Botanical Garden, left an indelible legacy with his classic *The rain forests of Golfo Dulce* (1956), the product of five years of residency in Palmar Sur. **Robert G. Wilson** (1911–1989), an American horticulturist, settled in 1958 on land that he would transform into Las Cruces Botanical Garden (later Jardín Botánico Robert y Catherine Wilson), a center for both horticultural and botanical research. American dendrologist Elbert L. Little Jr. published a preliminary key to 110 families of Costa Rican trees (Little, 1965). A collaboration by Smithsonian botanist **Francis R. Fosberg** (1908–1993) and collector **W. L. Klawe** yielded the most recent and most comprehensive checklist of the Cocos Island vascular flora (Fosberg & Klawe, 1966). UCR botanist **Luis A. Fournier** (1935–2002; see Bermúdez M., 2002, and Morales, 2002b), best

Rafael Lucas Rodríguez (1915–1981)
Courtesy Hunt Institute of Botanical Documentation

Paul Hamilton Allen (1911–1963)
Courtesy Luis Diego Gómez

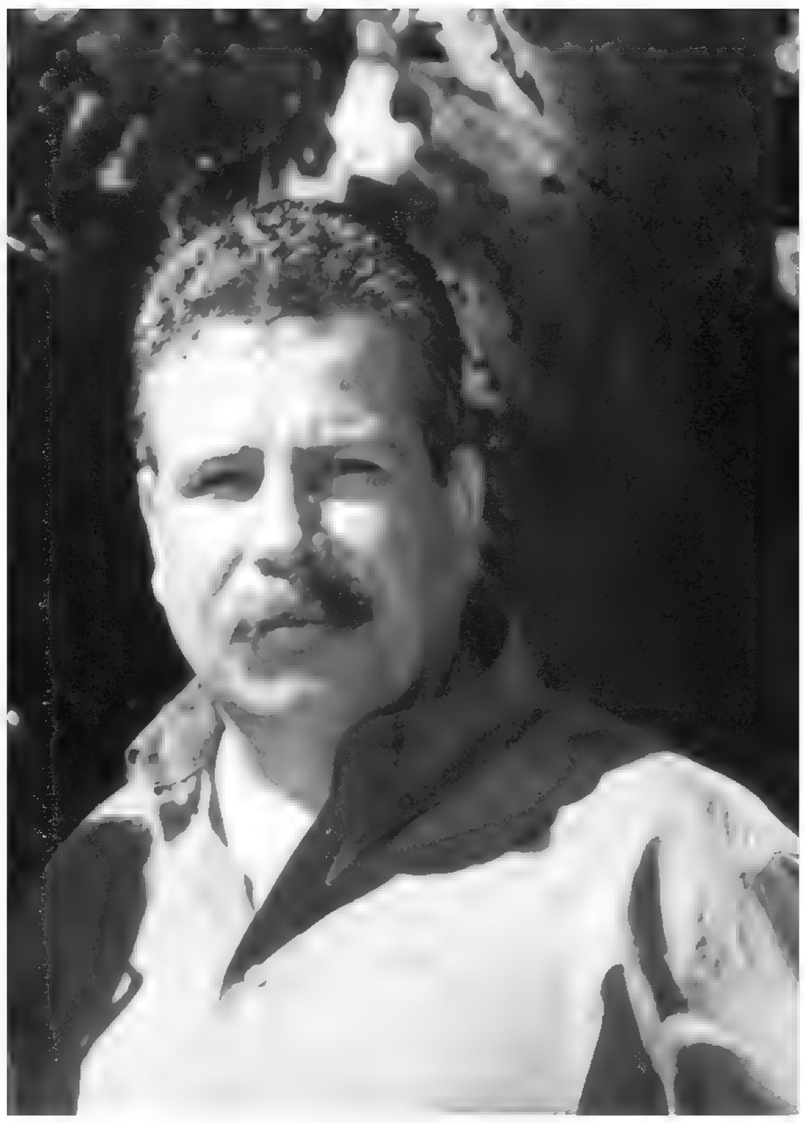


Jorge León (n. 1916)
Cortesía Jorge León

Rodríguez también se recuerda cariñosamente por su carrera docente y sus pinturas; sus bellas y científicamente correctas acuarelas, principalmente de orquídeas, pueden verse en Rodríguez et al. (1986). **Alfonso Jiménez** (n. 1921) emprendió la reorganización y modernización del Museo Nacional, e hizo importantes recolecciones a lo largo del país. Durante 1956–1957 el botánico alemán **Hans Weber** (n. 1911) fue pionero en las investigaciones de las cimas más altas de Costa Rica, lo que dio origen a su publicación hito sobre los páramos del país (Weber, 1958, 1959). El aficionado a las plantas alemán **Clarence Kl. Horich** (1930–1994) llegó a Costa Rica en 1957 en busca de plantas de interés ornamental por todo el país, y se quedó hasta su muerte (Hönig, 1994). La mayoria del gran conocimiento de Horich, principalmente de orquídeas y cactos, se fue con él a la tumba. En cambio, el estadounidense **Paul Hamilton Allen** (1911–1963), alguna vez estudiante del Jardín Botánico de Missouri, sí dejó un legado indeleble en su obra clásica *The rain forests of Golfo Dulce* (1956), resultado de los cinco años que vivió en Palmar Sur. **Robert G. Wilson** (1911–1989), un horticultor también estadounidense, llegó a vivir en 1958 al terreno que llegaría a ser el Jardín Botánico Las Cruces (luego Jardín Botánico Robert y Catherine Wilson), un centro para la investigación tanto en horticultura como en botánica. El dendrólogo estadounidense Elbert L. Little Jr. publicó una clave preliminar de 110 familias de árboles de Costa Rica (Little, 1965). Una colaboración entre el botánico smithsoniano **Francis R. Fosberg** (1908–1993) y el recolector **W. L. Klawe** resultó en la más completa y reciente lista de la flora vascular de la Isla del Coco (Fosberg & Klawe, 1966). El botánico de la UCR **Luis A. Fournier** (1935–2002; véase Bermúdez M., 2002 y Morales, 2002b), más conocido por sus estudios fitogeográficos (p. ej., Fournier O., 1969, 1994), publicó una lista no testigada de 124 familias y "más de 670" géneros de árboles y arbustos en Costa Rica (Fournier O. et al., 1966), actualizada

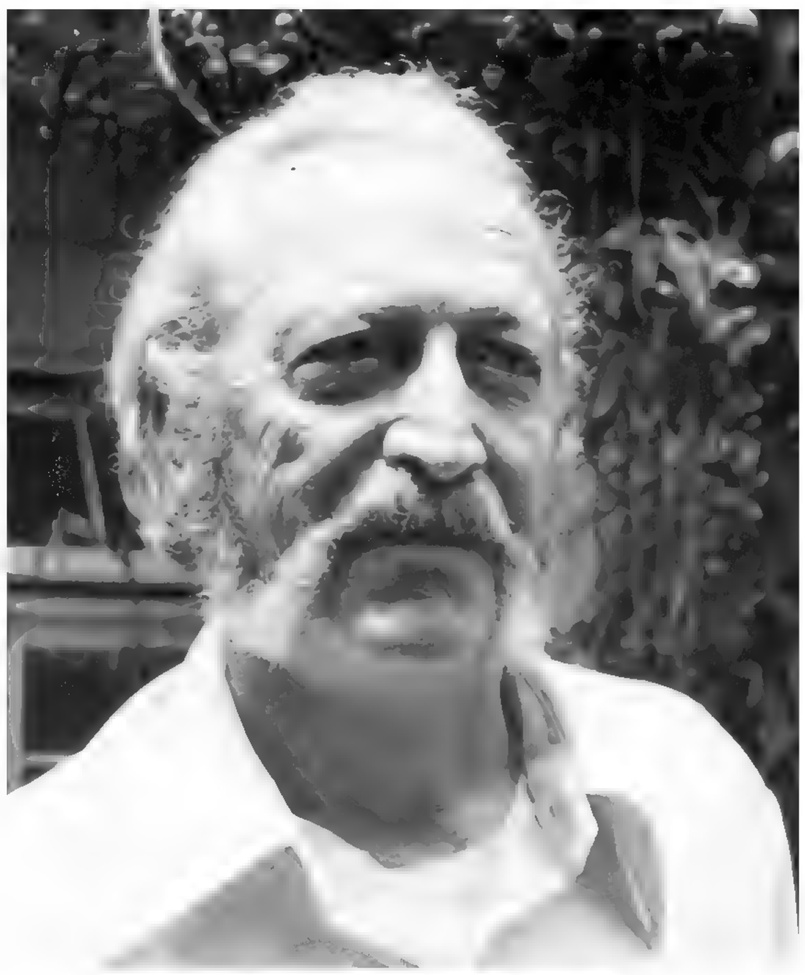
Alfonso Jiménez (n. 1921)
Cortesía Pablo Sánchez-Vindas
(foto por William Burger)

known for his phytogeographic studies (e.g., Fournier O., 1969, 1994), produced an unvouchered checklist accounting for 124 families and "over 670" genera of trees and shrubs in Costa Rica (Fournier O. et al., 1966), since updated to 192 families and 1041 genera (Gómez-Laurito & Fournier O., 1986); later, he coauthored a tree guide for the Central Valley (Fournier O. et al., 1985), with professors **Eugenia Flores** (UCR) and **Dora Ingrid Rivera** of the Universidad Nacional Autónoma, Heredia (UNA). Fournier students **Gerardo Herrera** (b. 1948), **Pablo Sánchez-Vindas** (b. 1957), and **Gina Umaña** would go on to have considerable impact upon contemporary botany and the *Manual* project. Fournier and then colleague **Sergio Salas** (now dedicated to homeopathy) were the early mentors of **Luis J. Poveda** (b. 1945), contemporary dean of Costa Rican dendrologists.

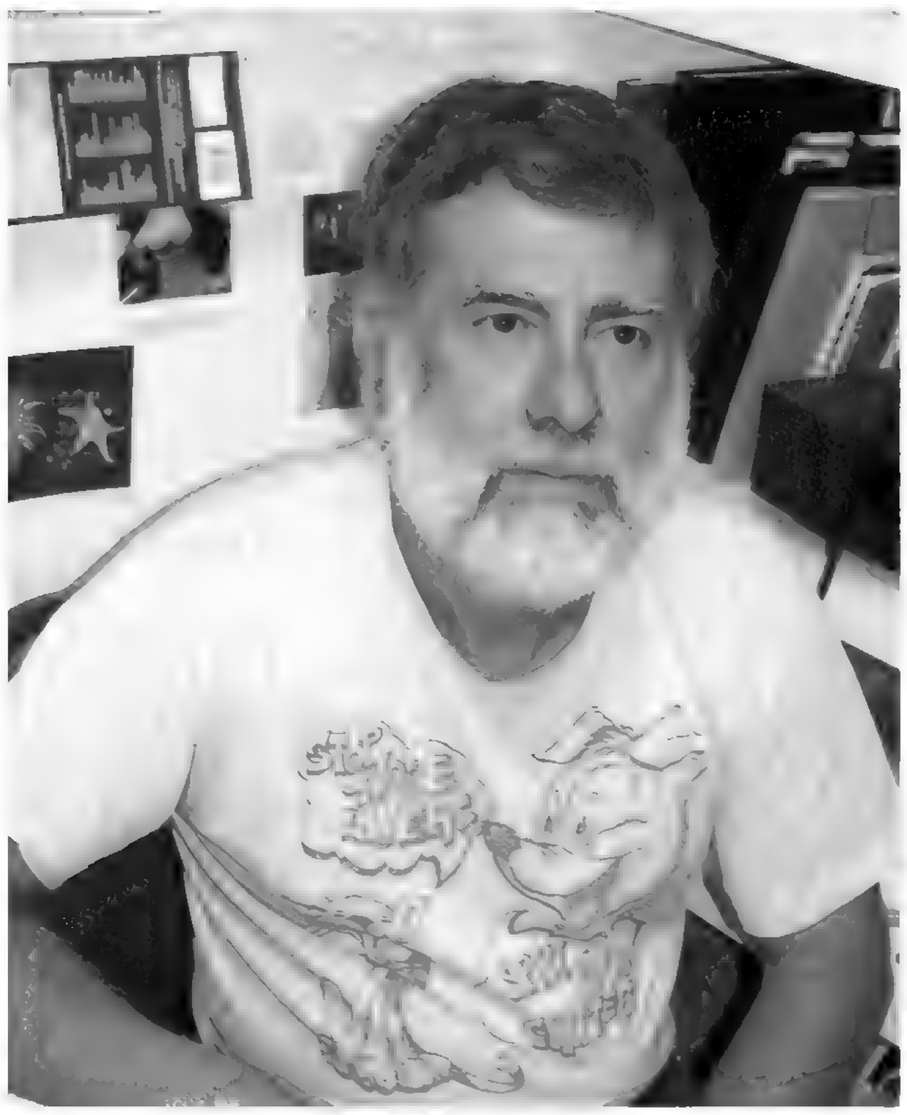


Pablo Sánchez-Vindas (b. 1957)
Courtesy Pablo Sánchez-Vindas

Also during this allegedly infertile period, two major enterprises were modestly launched that would mature slowly, but bear fruit far into the future. The first of these was initiated in the early 1950s, when American dendrologist **Leslie R. Holdridge** (1907–1999), who would later helm the Tropical Science Center (TSC) and achieve international fame for his revolutionary life-zone system (Holdridge, 1967), began to leave his mark on Costa Rican botany. In 1953, Holdridge purchased Finca La Selva, a then remote tract of pristine forest in the Caribbean lowlands, which soon began to attract plant collectors from afar. Perhaps the first of these was the American pteridologist **Edith Scamman** (1882–1967), who visited the site twice in the mid-1950s (see Tryon & Tryon, 1968). The Organization for Tropical Studies (OTS), founded in 1963 with the involvement of Rafael Lucas Rodríguez (Burlingame, 2002), used La Selva as the base for a series of systematics-oriented courses during the mid-1960s (Stone, 1988): OTS 65-4, Advanced Botany (Monocots), led by **P. Barry Tomlinson** (b. 1932) and **Jesús Idrobo** (b. 1917); OTS 66-2, Biology of Tropical Epiphytes, led by **Calaway H. Dodson** (b. 1928);



Leslie R. Holdridge (1907–1999)
Courtesy Isabel Jiménez Alfaro,
Otón Jiménez archive



Gerardo Herrera (n. 1948)

posteriormente a 192 familias y 1041 géneros (Gómez-Laurito & Fournier O., 1986). Luego fue coautor, junto con las botánicas **Eugenia Flores** (UCR) y **Dora Ingrid Rivera** de la Universidad Nacional Autónoma de Heredia (UNA), de una guía de los árboles del Valle Central (Fournier O. et al., 1985). Los estudiantes de Fournier, **Gerardo Herrera** (n. 1948), **Pablo Sánchez-Vindas** (n. 1957) y **Gina Umaña,** han ejercido una notable influencia en la botánica contemporánea y en el proyecto de este *Manual.* Fournier y su colega de aquellos tiempos **Sergio Salas** (ahora dedicado a la homeopatía) fueron los primeros mentores del actual veterano de los dendrólogos costarricenses, **Luis J. Poveda** (n. 1945).

También durante este período supuestamente poco fructífero, se emprendieron dos proyectos mayores, que madurarían lentamente pero darían cosecha por muchos años. El primero de ellos se inició a principios de la década de 1950, cuando el dendrólogo estadounidense **Leslie R. Holdridge** (1907–1999) empezó a dejar su huella en la botánica costarricense. Holdridge posteriormente llevó el timón del Centro Científico Tropical (CCT) y logró fama internacional por su sistema revolucionario de zonas de vida (Holdridge, 1967). En 1953, Holdridge compró la finca La Selva, en aquel entonces una remota extensión de bosque prístino en las tierras bajas de la vertiente del Caribe, la cual pronto empezó a atraer botánicos de otros países. Posiblemente la primera en llegar fue la pteridóloga estadounidense **Edith Scamman** (1882–1967), quien visitó el lugar dos veces durante la década de 1950 (ver Tryon & Tryon, 1968). La Organización para Estudios Tropicales (OET), fundada en 1963 con la participación de Rafael Lucas Rodríguez (Burlingame, 2002), utilizó La Selva a mediados de la década de 1960 como base para una serie de cursos orientados a la sistemática (Stone, 1988): OET 65-4, "Advanced Botany (Monocots)", a cargo de **P. Barry Tomlinson** (n. 1932) y **Jesús Idrobo** (n. 1917); OET 66-2, "Biol-

Luis J. Poveda (n. 1945)

OTS 66-4, Biology of Tropical Grasses, led by **Cleofé E. Calderón** and **Richard W. Pohl** (1916–1993); and OTS 67-4, Advanced Botany (Pteridophytes), led by **John T. Mickel** (b. 1934; see Mickel, 1967). These seminal offerings fostered a surge of research activity, the effects of which are still being felt.

La Selva was purchased by OTS in 1967 (Stone, 1988), and has since become one of the world's foremost tropical field-stations, and the training ground for a generation of tropical biologists, too numerous to mention here. Holdridge and his protégé, then University of Washington graduate student **Gary S. Hartshorn** (b. 1943; until recently, president of OTS), conducted a thorough inventory of the woody vegetation at La Selva, and produced the first (unpublished) checklist of vascular plants for the site. During 1964–1966, Holdridge supervised the so-called WNRE project, designed to test the predictive value of the Holdridge Life Zone System under a regime of multidisciplinary field research at 46 stations scattered throughout Costa Rica. The botanical efforts of this study, coordinated by **W. H. Hatheway,** yielded a list of 860 identified tree species (Holdridge et al., 1971: 621–639). The WNRE project also produced a detailed analysis of vegetation at 19 selected stations (Sawyer & Lindsey, 1971), as well as the definitive life-zone map of Costa Rica, by **Joseph A. Tosi Jr.** (Tosi, 1969; Holdridge et al., 1971: map suppl. No. 1). Holdridge went on to publish the first volume of a photographic guide to Costa Rican trees (Holdridge & Poveda Á., 1975), now in its second edition (Holdridge et al., 1997). Under Holdridge and later Hartshorn, TSC undertook the management of the popular and ecologically critical Monteverde Reserve.

The legacy of Leslie Holdridge also includes the many students and fellow botanists he influenced while at the Instituto Tecnológico de Costa Rica (ITCR) in Cartago, including Luis J. Poveda (coauthor of the tree guide) and **Rodolfo Peralta.** Poveda, from his base at UNA, became the mentor of the present generation of leading Costa Rican dendrologists, including **Quírico Jiménez** (b. 1961), **José González** (b. 1969), and **Nelson Zamora** (b. 1959); with Hartshorn, he published a checklist of trees at seven important research sites in Costa Rica (Hartshorn & Poveda Á., 1983). Jiménez, in turn, filled Holdridge's shoes at ITCR, where he produced many distinguished students, such as **Armando Estrada** (b. 1972) and **Alexánder Rodríguez** (b. 1972). Zamora is coeditor of the present volume and the author of numerous critical works on the Costa Rican flora, including comprehensive treatments of Fabaceae subfam. Mimosoideae (Zamora V., 1993) and the genus *Inga* (Zamora V. & Pennington, 2001) and sequels to Holdridge and Poveda's classic tree guide (Zamora V., 1989; Zamora V. et al., 2000, 2004).

The second enterprise of lasting significance to Costa Rican botany launched during the stagnant middle quarter of the 20th century took root in the United States. Work toward a new and improved Costa Rican country flora was initiated at Chicago's Field Museum, where Paul Standley's flora had been completed. In 1960, **Louis O. Williams** (1908–1991) joined the Field Museum as chairman of the Botany Department, and

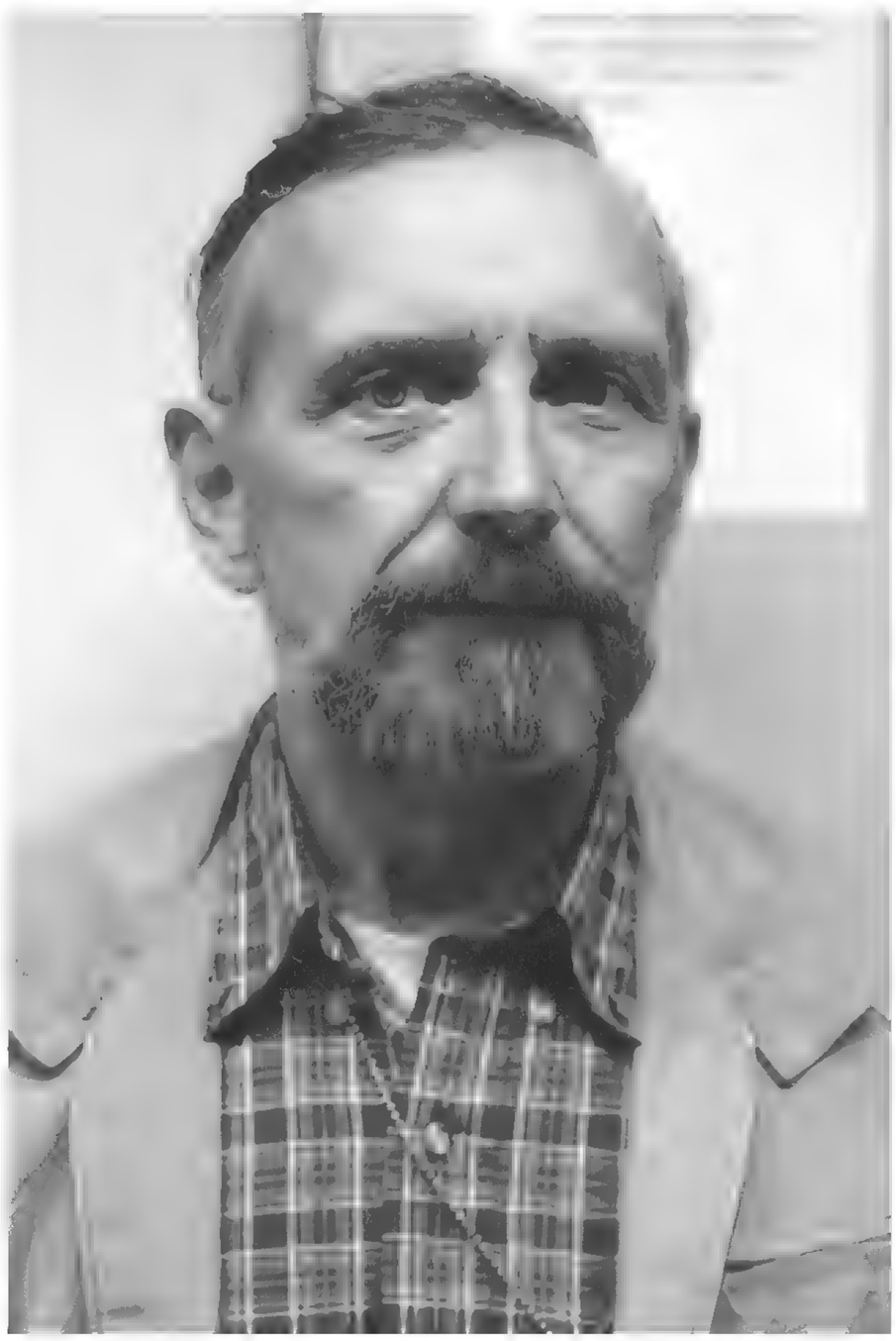
ogy of Tropical Epiphytes", de **Calaway H. Dodson** (n. 1928); OET 66-4, "Biology of Tropical Grasses", de **Cleofé E. Calderón** y **Richard W. Pohl** (1916–1993); y OET 67-4, "Advanced Botany (Pteridophytes)", de **John T. Mickel** (n. 1934; ver Mickel, 1967). Estos cursos innovadores estimularon un resurgimiento del interés por las investigaciones en el trópico, cuyos efectos aún se sienten.

La OET compró La Selva en 1967 (Stone, 1988), y esta ha llegado a ser una de las estaciones biológicas de campo más importantes del mundo y el núcleo principal en la formación de una generación muy extensa de biólogos tropicales, demasiados como para enumerarlos aquí. Holdridge y su discípulo **Gary S. Hartshorn** (n. 1943; hasta hace poco, presidente de la OET), entonces estudiante de la Universidad de Washington, inventariaron la vegetación leñosa de La Selva y elaboraron la primera lista (no publicada) de plantas vasculares del sitio. Durante 1964–1966, Holdridge supervisó el llamado proyecto WNRE, diseñado para poner a prueba el valor predictivo del Sistema Holdridge de clasificación, bajo un régimen de investigaciones multidisciplinarias de campo en 46 estaciones a lo largo de Costa Rica. Los esfuerzos botánicos de este estudio, coordinados por **W. H. Hatheway,** resultaron en una lista de 860 especies identificadas de árboles (Holdridge et al., 1971: 621–639). El proyecto WNRE también resultó en un análisis detallado de la vegetación de 19 sitios seleccionados (Sawyer & Lindsey, 1971), además del mapa definitivo de las zonas de vida de Costa Rica, de **Joseph A. Tosi Jr.** (Tosi, 1969; Holdridge et al., 1971: mapa supl. No. 1). Luego, Holdridge publicó el primer volumen de una guía fotográfica de árboles de Costa Rica (Holdridge & Poveda Á., 1975), la cual se ha editado dos veces (Holdridge et al., 1997). Bajo la dirección de Holdridge primero y después de Hartshorn, el CCT se encargó del manejo de la popular y ecológicamente crítica Reserva de Monteverde.

El legado de Leslie Holdridge también incluye a numerosos estudiantes y botánicos contemporáneos influenciados por él, cuando estuvo de profesor en el Instituto Tecnológico de Costa Rica (ITCR), en Cartago. Entre ellos puede citarse a Luis J. Poveda (coautor de la guía de árboles) y **Rodolfo Peralta.** Desde su sede en la UNA, Poveda llegó a ser el mentor de los principales dendrólogos de la presente generación, tales como **Quírico Jiménez** (n. 1961), **José González** (n. 1969) y **Nelson Zamora** (n. 1959). Poveda publicó, junto con Hartshorn, una lista de los árboles de siete sitios importantes, visitados frecuentemente por los investigadores en Costa Rica (Hartshorn & Poveda Á., 1983). Jiménez continuó su carrera como docente, siguiendo los pasos de Holdridge en el ITCR, donde también formó a muchos estudiantes destacados, como **Armando Estrada** (n. 1972) y **Alexánder Rodríguez** (n. 1972). Zamora, coeditor del presente volumen, también es autor de varias obras importantes sobre la flora costarricense, incluyendo tratamientos de Fabaceae subfam. Mimosoideae (Zamora V., 1993) y el género *Inga* (Zamora V. & Pennington, 2001) en Costa Rica y aportes posteriores a la clásica guía de árboles de Holdridge y Poveda (Zamora V., 1989; Zamora V. et al., 2000, 2004).

began a vigorous program of tropical floristics. Williams, who had taught for 11 years at the Escuela Agrícola Panamericana (EAP) in Honduras and worked with Paul Standley in the latter's retirement there, undertook to complete Standley's manuscript for the *Flora of Guatemala* and to initiate a new flora for Costa Rica. With grant support from the United States National Science Foundation (NSF), both goals were accomplished. These grants also funded intensive field work, carried out in cooperation with EAP and the Museo Nacional de Costa Rica (Burger, 1971: 2). Williams himself collected throughout Central America, and was joined by resident botanists Alfonso Jiménez, of the Museo Nacional, and **Antonio Molina** (b. 1926), of EAP.

In 1966, **William C. Burger** (b. 1932), an American botanist fresh from four years of residence in Ethiopia, was brought on board at Field, and immediately took the reins of the Costa Rica flora project. Following several collecting trips of his own, Burger published the first part of his *Flora costaricensis,* including a masterful treatment of the difficult family Piperaceae, in 1971. *Flora costaricensis* is a rigorous, semi-revisionary effort, with formal keys, formal descriptions, generous discussions, and illustrations, the first modern, technical flora attempted for the country. To date, 11 installments have appeared, authored by Burger and other contributors, covering 51 (mainly dicot) families, including such important ones as Acanthaceae, Amaranthaceae, Bignoniaceae, Euphorbiaceae, Fagaceae, Juglandaceae, Lauraceae, Loranthaceae, Moraceae, Orchidaceae (pro parte), Poaceae, Polygonaceae, Rubiaceae, Scrophulariaceae, and Urticaceae. In addition to Burger himself, numerous other individuals benefited from NSF grants to the Field Museum supporting field work in Costa Rica, including Costa Rican botanist **Luis Diego Gómez** (b. 1944) and Americans **Roy W. Lent** (b. 1931), **John Utley** (b. 1944), **Kathleen Burt-Utley** (b. 1944), **Valerie J. Dryer,** and **Kerry Barringer** (b. 1954).



William C. Burger (b. 1932)
Missouri Botanical Garden archives

As in the case of all previous such efforts, the publication of *Flora costaricensis* was accompanied by and stimulated continued botanical exploration of Costa Rica, on several fronts, further contributing to knowledge of the flora. This activity was also spurred by an upturn in the Costa Rican economy, beginning in the 1960s, with re-

Louis O. Williams (1908–1991)
Cortesía Field Museum (negativo B83317)

La segunda iniciativa de importancia duradera para la botánica costarricense, que se emprendió durante el período de estancamiento (ca. 1940–1960), tiene sus raíces en los Estados Unidos. El esfuerzo por elaborar una flora de Costa Rica nueva y actualizada comenzó en el Field Museum de Chicago, donde la flora de Standley ya se había completado. En 1960, **Louis O. Williams** (1908–1991) se incorporó como Director al Departamento de Botánica de este museo, donde estimuló un programa vigoroso de inventario del trópico americano. Williams, quien había dado clases por 11 años en la Escuela Agrícola Panamericana (EAP) de Honduras y trabajado con Standley (jubilado en ese país), se encargó de completar el manuscrito de Standley de *Flora de Guatemala* y de iniciar una nueva flora para Costa Rica. Con el apoyo de becas de la National Science Foundation (NSF) de los Estados Unidos, ambas metas se alcanzaron. Estas becas también patrocinaron un intenso trabajo de campo que se realizó conjuntamente con la EAP y el Museo Nacional de Costa Rica (Burger, 1971: 2). Williams mismo hizo recolecciones a lo largo de Centroamérica, acompañado por los botánicos Alfonso Jiménez, del Museo Nacional de Costa Rica, y **Antonio Molina** (n. 1926), de la EAP.

En 1966, **William C. Burger** (n. 1932), un botánico recién llegado después de cuatro años en Etiopía, se sumó al Departamento de Botánica del Field Museum de Chicago, e inmediatamente tomó las riendas del proyecto sobre la flora de Costa Rica. Después de algunas giras de él para hacer recolecciones, Burger publicó en 1971 la primera parte de su *Flora costaricensis,* incluyendo un excelente tratamiento de la difícil familia Piperaceae. *Flora costaricensis* es un esfuerzo riguroso, más o menos revisionista, con claves y descripciones formales, amplias discusiones e ilustraciones, que constituye la primera flora moderna, técnica y completa de Costa Rica. Hasta la fecha han aparecido 11 entregas, escritas por Burger y otros contribuyentes, con el tratamiento de 51 familias (principalmente dicotiledóneas), tales como Acanthaceae, Amaranthaceae, Bignoniaceae, Euphorbiaceae, Fagaceae, Juglandaceae, Lauraceae, Loranthaceae, Moraceae, Orchidaceae (pro parte), Poaceae, Polygonaceae, Rubiaceae, Scrophulariaceae y Urticaceae. Además del mismo Burger, el trabajo de campo en Costa Rica de otros contribuyentes fue posible gracias a becas de la NSF otorgadas al Field Museum; entre los colaboradores se cuentan el botánico costarricense **Luis Diego Gómez** (n. 1944) y los estadounidenses **Roy W. Lent** (n. 1931), **John Utley** (n. 1944), **Kathleen Burt-Utley** (n. 1944), **Valerie J. Dryer** y **Kerry Barringer** (n. 1954).

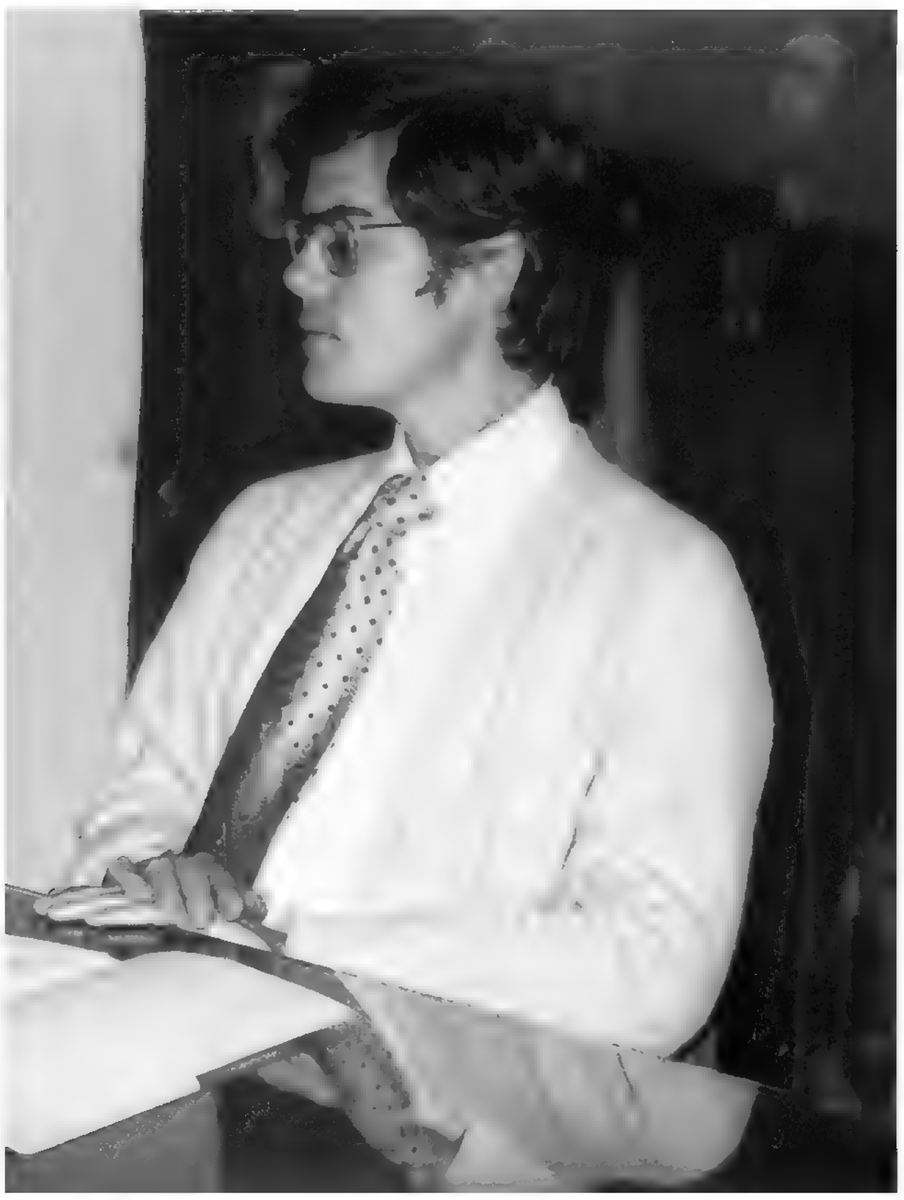
Igual que en todos los casos anteriores de iniciativas de esta índole, la publicación de *Flora costaricensis* estimuló la exploración botánica de Costa Rica en varios frentes.

newed governmental investment in natural history institutions (McCook, 1999). In the late 1960s, the intrepid geographer **Arthur Weston** (b. 1932) made numerous critical plant collections in the course of his solitary rambles in the high Talamancas, and Roy W. Lent, a student at the University of Oklahoma who settled in Costa Rica, launched a 10-year period of botanizing in rich and previously unexplored sites on the Caribbean slope. While still a graduate student at Iowa State University, agrostologist **Gerrit Davidse** (b. 1942) spent 1968–1969 in Costa Rica collecting with his advisor Richard W. Pohl, a collaboration that would come to fruition in treatments of Poaceae for *Flora costaricensis* (Pohl, 1980), the flora of the La Selva Biological Station (Judziewicz & Pohl, 1984), and *Flora mesoamericana* (Davidse & Pohl, 1994). Davidse had become interested in tropical grasses as a student in OTS 66-4.

Gerrit Davidse (b. 1942)
Missouri Botanical Garden archives

In 1970, botanist and renaissance man Luis Diego Gómez became director of the Museo Nacional, and began a revitalization program crowned by the construction of a modern facility to house the herbarium. One of his first acts (in 1972) was the founding of the journal *Brenesia.* Urbane, visionary, and multilingual, Gómez played a critical role in fostering international collaboration by supervising the research of several American Peace Corps volunteers, e.g., Valerie J. Dryer, **Carol Todzia** (b. 1955), John Utley, and Kathleen Burt-Utley and by encouraging and facilitating the efforts of innumerable visiting foreign botanists. Together with his cousin, botanist **Jorge Gómez-Laurito** (UCR), Gómez guided and influenced a generation of leading Costa Rican biologists, including entomologist and part-time plant collector **Isidro Chacón** (b. 1956), Gesneriaceae specialist **María Marta Chavarría** (b. 1960), and the now legendary botanist and collector Gerardo Herrera. Luis Diego Gómez collected prodigiously himself, and ultimately published the first volume of an illustrated guide to Costa Rican aquatic plants (Gómez P., 1984), as well as an original classification of Costa Rican vegetation types (Gómez P., 1986), complete with detailed maps. His 14-week stint on Cocos Island in 1970 (possibly the longest by any plant collector) resulted in a meticulously vouchered checklist of pteridophytes for the island (Gómez P., 1975a). Unfortunately, many of his specimens were lost when he had to leave the island suddenly due to illness (W. Burger, pers. comm.).

In 1973, the formerly private gardens of Charles H. Lankester, near Cartago, were



Luis Diego Gómez (n. 1944)
Cortesía Museo Nacional de Costa Rica

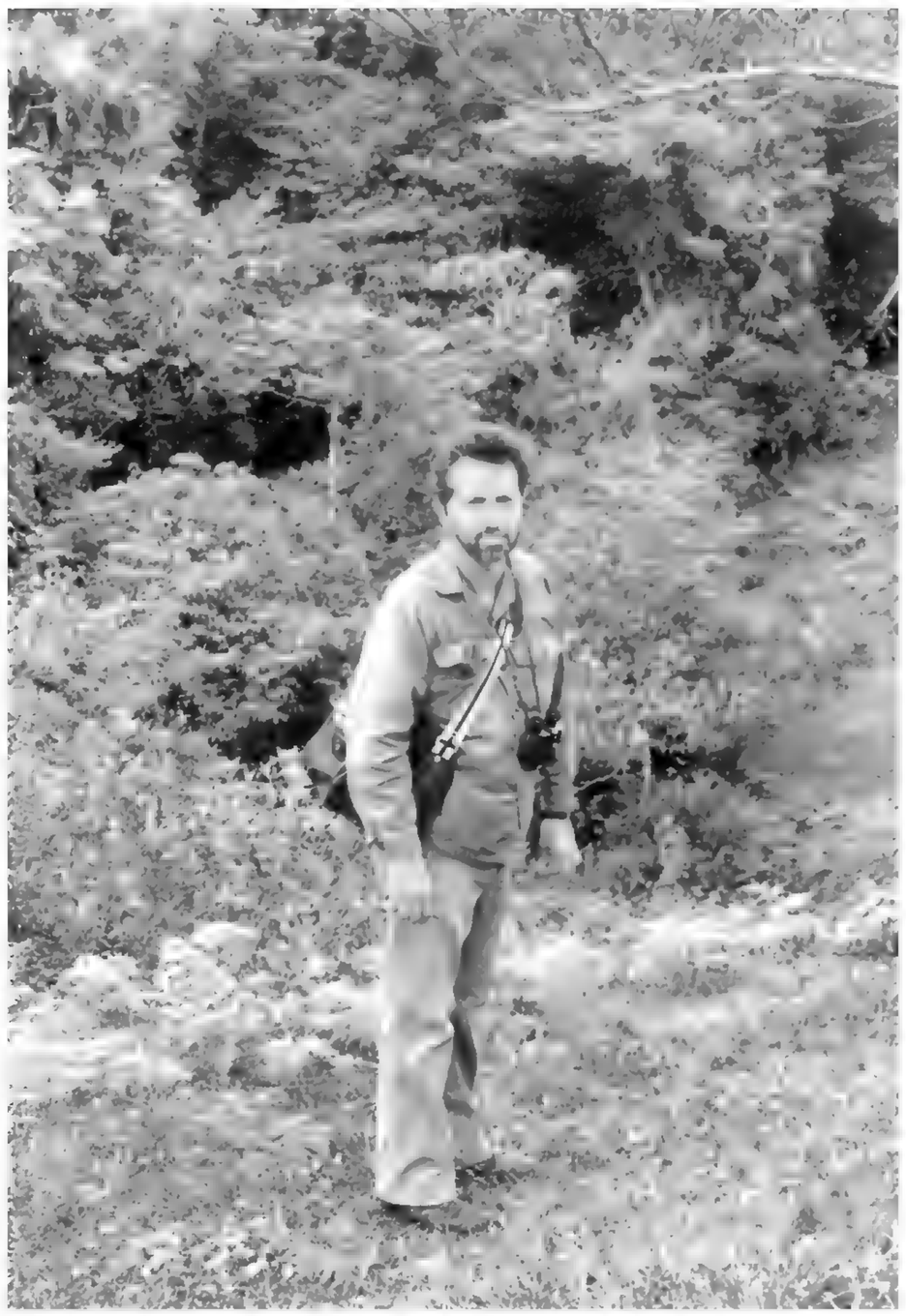
También ayudaba el hecho de que la economía del país comenzó a recuperarse a inicios de la década de 1960, y hubo un mayor apoyo del Estado a las instituciones dedicadas a la historia natural (McCook, 1999). A finales de la década, el valiente geógrafo **Arthur Weston** (n. 1932) hizo varias recolecciones importantes de plantas en el curso de sus andanzas solitarias en la alta Talamanca. Roy W. Lent, un estudiante de la Universidad de Oklahoma radicado en Costa Rica, inició un período de 10 años de recolección de muestras botánicas en la vertiente del Caribe, en lugares muy diversos y poco explorados. Cuando todavía era estudiante de la Iowa State University, el especialista en Poaceae **Gerrit Davidse** (n. 1942) estuvo entre 1968 y 1969 en Costa Rica recolectando con su tutor, Richard W. Pohl, una colaboración que dio como resultado los tratamientos de Poaceae para *Flora costaricensis* (Pohl, 1980), la flora de la Estación Biológica La Selva (Judziewicz & Pohl, 1984) y *Flora mesoamericana* (Davidse & Pohl, 1994). Davidse se interesó en gramíneas tropicales cuando fue estudiante en el curso OET 66-4.

En 1970, el botánico Luis Diego Gómez, un profesional multidisciplinario, asumió la dirección del Museo Nacional y comenzó un programa de revitalización que culminó con la construcción de nuevas y modernas salas para el herbario. Uno de sus primeros actos (en 1972) fue el de fundar la revista *Brenesia.* Gómez, atento, visionario y políglota, jugó un papel importante en el fomento de la colaboración internacional, supervisando las investigaciones de varios voluntarios del Cuerpo de Paz de los Estados Unidos, p. ej. Valerie J. Dryer, **Carol Todzia** (n. 1955), John Utley y Kathleen Burt-Utley, y animando y facilitando los esfuerzos de innumerables botánicos visitantes. Junto con su primo, el botánico **Jorge Gómez-Laurito** (UCR), Gómez fue mentor de una generación de destacados biólogos costarricenses, incluyendo al entomólogo y recolector ocasional de plantas **Isidro Chacón** (n. 1956), la especialista en Gesneriaceae **María Marta Chavarría** (n. 1960) y el ya legendario botánico y recolector Gerardo Herrera. Luis Diego Gómez hizo muchísimas colecciones, y finalmente publicó un primer volumen de una guía ilustrada de plantas acuáticas de Costa Rica (Gómez P., 1984), además de una clasificación original de los tipos de vegetación del país (Gómez P., 1986), con mapas detallados. En las 14 semanas que pasó en la Isla del Coco en 1970 (posiblemente más tiempo que cualquier otro recolector de plantas en ese lugar), elaboró una lista muy

established as an organ of UCR under the name Jardín Botánico Lankester, largely through the efforts of Rafael Lucas Rodríguez (Morales, 2002a, 2003; Warner, 2003). That same year, **Mary Jane Bumby** conducted perhaps the first systematic survey of aquatic vascular plants in Costa Rica (Bumby, 1982). From 1976 to 1978, Valerie J. Dryer dedicated herself to documenting the florula of the Monteverde reserve in the Cordillera de Tilarán, and in 1979 produced an unpublished checklist. Smithsonian pteridologist **David B. Lellinger** (b. 1937), an early OTS student, collected ferns throughout the country in 1977, and later published the first volume of a regional pteridophyte flora (Lellinger, 1989). Luis Poveda continued his work at UNA, and Jorge Gómez-Laurito, at the herbarium of the Universidad de Costa Rica, was quietly beginning to amass one of the largest and most significant collections of Costa Rican plants in history, with a special focus on Cyperaceae.

The installation of North American OTS headquarters at Duke University in 1976 (Burlingame, 2002) ushered in another new wave of progress in Costa Rican floristics. **Donald E. Stone** (b. 1930) and **Robert L. Wilbur** (b. 1925), professors of Botany at Duke, began to exert their distinct influences on Costa Rican botany. Both had collected extensively in the country, Stone (who had been a student in OTS 65-4) specializing on Juglandaceae, Wilbur on Ericaceae, Campanulaceae, and Gentianaceae. During his 20-year tenure as Executive Director of OTS, Stone tirelessly promoted botanical and other research at La Selva and all of OTS's properties, and trained numerous students who have become contemporary specialists, including **John MacDougal** (b. 1954; Passifloraceae), **Lucinda McDade** (b. 1953; Acanthaceae), **W. John Kress** (b. 1951; Heliconiaceae), and John Utley (Bromeliaceae, Marcgraviaceae). Wilbur has left a similarly impressive legacy, including **Frank Almeda** (b. 1946; Melastomataceae, Symplocaceae), **Peter Fritsch** (b. 1961; Styracaceae), **Barry E. Hammel** (b. 1946; Clusiaceae, Cyclanthaceae), **Adrian Juncosa** (Rhizophoraceae), **James L. Luteyn** (b. 1948; Ericaceae), and **Charlotte M. Taylor** (b. 1955; Polygalaceae, Rubiaceae). In 1979, Wilbur initiated work on an NSF-funded project to produce a florula of the La Selva Field Station (see Wilbur, 1986, 1994). That year, University of Massachusetts graduate student **Michael H. Grayum** (b. 1949) was hired as the first on-site collector, a role that was filled during the ensuing two years by Wilbur's own student, Barry Hammel. Grayum later published treatments of the pteridophytes for the La Selva flora (Grayum & Churchill, 1989a, 1989b), and Hammel produced treatments for six angiosperm families (Hammel, 1986b, 1986c, 1986d, 1986e, 1986f, 1986g).

The current involvement of the Missouri Botanical Garden (MO) in Costa Rica can be traced back to the participation of then Stanford University professor **Peter H. Raven** (b. 1936) as a resource person in an OTS course during the summer of 1967. Students in this course included both Gary Hartshorn (this was his introduction to the tropics) and **Alwyn H. Gentry** (1945–1993). During his six weeks with the course, Raven found time to make important collections, chiefly from the Osa Peninsula (then very poorly known); as so many others before and since, he became enchanted with the



Jorge Gómez-Laurito
Foto por M. Grayum

completa, con testigos, de los helechos de la isla (Gómez P., 1975a). Lamentablemente, muchas de sus colecciones se perdieron cuando tuvo que salir repentinamente de la isla al enfermarse (W. Burger, pers. com.).

En 1973, los jardines antes privados de Charles H. Lankester, cerca de Cartago, se establecieron como una dependencia de la UCR bajo el nombre Jardín Botánico Lankester, principalmente por los esfuerzos de Rafael Lucas Rodríguez (Morales, 2002a, 2003; Warner, 2003). Ese mismo año **Mary Jane Bumby** hizo lo que bien podría ser el primer inventario sistemático de las plantas acuáticas vasculares de Costa Rica (Bumby, 1982). Desde 1976 hasta 1978, Valerie J. Dryer se dedicó a documentar la flórula de la Reserva de Monteverde en la Cordillera de Tilarán, y en 1979 elaboró una lista, aún no publicada. El pteridólogo smithsoniano **David B. Lellinger** (n. 1937), estudiante en los primeros cursos de la OET, hizo recolecciones de helechos a lo largo del país durante 1977 y luego publicó un primer volumen de una flora regional de las pteridófitas (Lellinger, 1989). Poveda prosiguió su trabajo en la UNA; mientras tanto, Gómez-Laurito, en el herbario de la Universidad de Costa Rica, paulatinamente empezaba a acumular en su serie personal una de las más grandes colecciones de plantas en la historia del país, con un enfoque especial en Cyperaceae.

La ubicación de la sede norteamericana de la OET en la Universidad de Duke, en 1976 (Burlingame, 2002), anunció otra ola de avances en el estudio de la flora costarricense. **Donald E. Stone** (n. 1930) y **Robert L. Wilbur** (n. 1925), profesores de botánica en Duke, comenzaron a ejercer sus respectivas influencias en la botánica de Costa Rica. Los dos habían hecho numerosas recolecciones en muchos lugares del país. Stone, quien había sido estudiante en el curso OET 65-4, se especializó en Juglandaceae, y Wilbur lo hizo en Ericaceae, Campanulaceae y Gentianaceae. Durante su ejercicio por 20 años como Director Ejecutivo de la OET, Stone facilitó incansablemente la investigación botánica y otros estudios en La Selva y las demás propiedades de la OET, y fue el tutor de varios estudiantes, actualmente especialistas, como **John MacDougal** (n. 1954; Passifloraceae), **Lucinda McDade** (n. 1953; Acanthaceae), **W. John Kress** (n. 1951; Heliconiaceae) y John Utley (Bromeliaceae, Marcgraviaceae). Wilbur dejó un legado similar e impresionante de estudiantes, incluyendo a **Frank Almeda** (n. 1946; Melastomataceae, Symplocaceae), **Peter Fritsch** (n. 1961; Styracaceae),

country. After becoming director of the Missouri Botanical Garden in 1971, Raven continued to pursue that institution's long-standing program in Panama, while maintaining strong connections and an abiding interest in Costa Rica. Soon, other MO botanists were turning their attention more seriously to Costa Rica, including **Thomas B. Croat** (b. 1938), Alwyn H. Gentry, **Ronald L. Liesner** (b. 1944), Gerrit Davidse, and **W. D. Stevens** (b. 1944). Croat (another former OTS 65-4 student) made the first collections from the Burica Peninsula (Croat, 1981), together with Liesner, and has returned to the country many times since. Gentry collected prodigiously along transects in disparate parts of Costa Rica, discovering many country records in the process; his unbridled energy and enthusiasm would ultimately confer an unrivaled knowledge of the Neotropical flora, left for posterity in the form of a much used regional field guide (Gentry, 1993). Liesner, who had previously collected in Costa Rica with William Burger while employed at Chicago's Field Museum, worked especially in the Osa Peninsula and Guanacaste, and coauthored a checklist of vascular plants (exclusive of grasses) for the Guanacaste lowlands (Janzen & Liesner, 1980). Agrostologist Gerrit Davidse spearheaded an intensive and systematic botanical exploration of the higher portions of the Cordillera de Talamanca in 1983 and 1984, with funding from the National Geographic Society (NGS). This effort, one of the most important collecting ventures in the history of Costa Rican botany, involved (among others) Costa Rican botanists Luis Diego Gómez, Gerardo Herrera, and Isidro Chacón, as well as Michael Grayum and botanist **Richard H. Warner** (b. 1952), then of The Nature Conservancy. Shortly thereafter, W. D. Stevens conducted a similarly thorough NGS-funded inventory of the Barra del Colorado region, in the far northeastern corner of the country, in conjunction with Davidse and Herrera.

Peter H. Raven (b. 1936)
Missouri Botanical Garden archives

With the completion of the *Flora of Panama* in 1980, the Missouri Botanical Garden could devote more resources to other projects. In 1984, Michael Grayum and Barry Hammel were hired to begin work on the *Manual de plantas de Costa Rica,* conceived by Peter Raven during his travels in Costa Rica. Grayum moved immediately to Costa Rica (where he resided until late 1990). The first organizational meeting for the *Manual* project was held in St. Louis in August 1984. The initial phase of the project was devoted largely to collecting and exploration, funded principally by NSF. The re-

Barry E. Hammel (n. 1946; Clusiaceae, Cyclanthaceae), **Adrian Juncosa** (Rhizophoraceae), **James L. Luteyn** (n. 1948; Ericaceae) y **Charlotte M. Taylor** (n. 1955; Polygalaceae, Rubiaceae). En 1979, Wilbur inició un proyecto, con apoyo de la NSF, para producir una flórula de la Estación Biológica La Selva (ver Wilbur, 1986, 1994). Ese mismo año, el estudiante de la Universidad de Massachusetts **Michael H. Grayum** (n. 1949) fue contratado como el primer recolector con residencia en el sitio. Durante los dos próximos años este puesto fue ocupado por Barry Hammel, el estudiante de Wilbur. Grayum publicó luego tratamientos de los helechos para la flora de La Selva (Grayum & Churchill, 1989a, 1989b), y Hammel hizo los tratamientos de seis familias de angiospermas (Hammel, 1986b, 1986c, 1986d, 1986e, 1986f, 1986g).

Se puede decir que el enlace actual entre el Jardín Botánico de Missouri (MO) y la botánica costarricense nació con la participación del entonces profesor de la Universidad de Stanford **Peter H. Raven** (n. 1936) en un curso de la OET durante el invierno de 1967. Como estudiantes de ese curso estuvieron Gary Hartshorn (su primera vez en el trópico) y **Alwyn H. Gentry** (1945–1993). Raven buscó tiempo para hacer importantes recolecciones, principalmente en la Península de Osa (en aquellos tiempos muy poco conocida); como mucha gente antes y después de él, también quedó encantado con Costa Rica. Al asumir el cargo de director del Jardín Botánico de Missouri (MO) en 1971, Raven siguió adelante con el programa ya establecido del MO en Panamá, mientras mantenía enlaces fuertes y un permanente interés por Costa Rica. Pronto, otros botánicos del MO, como **Thomas B. Croat** (n. 1938), el mismo Gentry, **Ronald L. Liesner** (n. 1944), Gerrit Davidse y **W. D. Stevens** (n. 1944), empezaron a prestarle más atención a Costa Rica. Croat (otro alumno del curso OET 65-4) hizo, junto con Liesner, las primeras recolecciones de la Península de Burica (Croat, 1981) y regresó al país muchas veces, principalmente para sus estudios de Araceae, haciendo de paso innumerables recolecciones generales. Gentry realizó un trabajo prodigioso; recolectaba todo lo que podía (especialmente bejucos, arbustos y árboles), a lo largo de sus transectos en diferentes lugares de Costa Rica, y descubrió muchos registros nuevos para el país. Con una energía y entusiasmo desenfrenados, Gentry animó a cientos de estudiantes a lo largo de América y finalmente acumuló un conocimiento sin rival de la flora neotropical, legado a las futuras generaciones en una guía regional muy popular (Gentry, 1993). Liesner, quien había recolectado antes en Costa Rica con William Burger para el Field Museum de Chicago, trabajó especialmente en la Península de Osa y Guanacaste y es coautor de una lista de plantas vasculares (menos Poaceae) de las tierras bajas guanacastecas (Janzen & Liesner, 1980). El graminólogo Gerrit Davidse encabezó una serie de expediciones botánicas a las partes altas de la Cordillera de Talamanca en 1983 y 1984, apoyado por la National Geographic Society (NGS). Este esfuerzo, uno de los más importantes en cuanto a colecciones en la historia de la botánica en Costa Rica, involucró (entre otros) a Luis Diego Gómez, Gerardo Herrera e Isidro Chacón, además de Michael Grayum y el botánico **Richard H. Warner** (n. 1952), entonces de la Nature Conservancy. Poco después, W. D. Stevens, junto con Davidse y

doubtable Gerardo Herrera was engaged as a project collector and stationed (initially) at Rincón de La Vieja National Park; he was joined by Costa Rican botanist **Rafael Robles,** stationed at Tortuguero National Park and University of Texas graduate student **Christopher Kernan,** stationed at Corcovado National Park. Assisted by Gerardo Herrera and **Felipe Chavarría,** Grayum conducted an informal inventory of the previously unexplored Gandoca-Manzanillo National Wildlife Refuge (see McLarney, 1988), and later led a systematic, NGS-funded exploration of the middle elevation (ca. 400–2000 m) Caribbean slope of the Cordillera de Talamanca (Grayum, 1991), the least known part of the country, in collaboration with Gerardo Herrera, Barry Hammel, **Reinaldo Aguilar** (b. 1961), **Abelardo Chacón,** Rafael Robles, **Marlon Valerio,** and German ecologist **Jens Bittner.** Hammel moved to Costa Rica in 1989, concentrating his collecting efforts principally on the Osa Peninsula.

During the 1980s, botanical exploration in Costa Rica exploded, with numerous more or less independent projects contributing to our knowledge of the flora. Costa Rican botanist Pablo Sánchez-Vindas published an illustrated guide to the plants of Cahuita National Park (Sánchez-Vindas, 1983), now in its second edition (Sánchez-Vindas, 2001). Entomologist **William A. Haber** (b. 1946), a part-time MO employee and long-time Costa Rican resident, pursued his richly rewarding and still ongoing inventory of the flora of the Monteverde region, together with companion **Willow Zuchowski** (b. 1955), local collectors **Erick Bello** and **Eladio Cruz,** and numerous volunteers and associates including **Seth Bigelow, Christopher T. Ivey,** and (later) **Darin S. Penneys.** These studies, also funded by NGS, have already resulted in a comprehensive, vouchered checklist of vascular plants (Haber, 1991, 2000b) and an illustrated guide to common trees (Haber et al., 1996, 2000) for the site. Two expeditions sponsored by OTS and NGS explored the Caribbean slope of Volcán Barva in 1983 (Pringle et al., 1984) and 1986, with plant-collecting responsibilities shouldered by Grayum, Isidro Chacón, Gary Hartshorn, American **Robin L. Chazdon** (see Chazdon, 1989), British botanists **A. Clive Jermy** (b. 1932) and **Trevor Walker,** and MO curator **George E. Schatz** (b. 1953), another OTS product and (at that time) a graduate student of Hugh H. Iltis at the University of Wisconsin. Universidad de Costa Rica algologist **Ricardo Soto** coordinated extensive botanical inventories of the Zona Norte (Chaves Q., 1988) and the Osa Peninsula, both relying extensively on expert collector Gerardo Herrera. From 1988 to 1991, Smithsonian botanist **Vicki A. Funk** (b. 1947) led a botanical survey of Volcán Arenal, with the assistance of the ubiquitous Herrera and Museo Nacional botanist Gina Umaña. Dutch phytosociologist **Maarten Kappelle** (b. 1962) completed a painstaking study of Talamancan oak forests, and published a checklist to the woody flora of the higher (> 2000 m) Talamancas (Kappelle et al., 1991), as well as numerous other related works (e.g., Kappelle, 1996; Kappelle & Gómez P., 1992; Kappelle & van Omme, 1998; Kappelle et al., 1989, 1992, 2000). Lately, he has turned his attention to other regions of the country (see, e.g., Kappelle et al., 2003). The discriminating field work of American orchidologist **John T. Atwood** (b. 1946) con-

Herrera, condujo un inventario igual de exhaustivo de la región de Barra del Colorado, en el extremo noreste del país, patrocinado también por la NGS.

Tras completar la *Flora of Panama* en 1980, el Jardín Botánico de Missouri pudo dedicar más recursos a otros proyectos. Los primeros pasos específicos hacia un *Manual de plantas de Costa Rica,* concebido por Peter Raven durante sus viajes por este país, se dieron en 1984, cuando se contrató a Michael Grayum y Barry Hammel. Grayum se trasladó inmediatamente a Costa Rica (donde permaneció hasta finales de 1990). La primera reunión para consolidar ideas del proyecto del *Manual* tuvo lugar en St. Louis en agosto de 1984. La fase inicial, financiada principalmente por la NSF, se dedicó principalmente a la acumulación de colecciones nuevas, de áreas muy diversas y poco exploradas. Al inicio se contrató al insuperable Gerardo Herrera para trabajar en el Parque Nacional Rincón de La Vieja; después se sumaron el botánico costarricense **Rafael Robles,** para trabajar en el Parque Nacional Tortuguero y **Christopher Kernan,** estudiante de la Universidad de Texas, para el Parque Nacional Corcovado. Con la ayuda de Gerardo Herrera y **Felipe Chavarría,** Grayum hizo un inventario informal del hasta entonces inexplorado Refugio Nacional de Vida Silvestre Gandoca-Manzanillo (ver McLarney, 1988) y luego dirigió, en colaboración con Gerardo Herrera, Barry Hammel, **Reinaldo Aguilar** (n. 1961), **Abelardo Chacón,** Rafael Robles, **Marlon Valerio** y el ecólogo alemán **Jens Bittner,** una exploración sistemática de las elevaciones medias (ca. 400–2000 m) de la vertiente del Caribe de la Cordillera de Talamanca (Grayum, 1991), la parte menos conocida del país. Hammel llegó a vivir a Costa Rica en 1989 y sus esfuerzos de recolección se concentraron principalmente en la riqueza botánica de la Península de Osa.

William A. Haber (n. 1946)
Archivos Missouri Botanical Garden

Durante la década de 1980, la exploración botánica tomó un auge enorme, gracias a varios proyectos independientes que contribuyeron al conocimiento de la flora de Costa Rica. El botánico costarricense Pablo Sánchez-Vindas publicó una guía ilustrada de las plantas del Parque Nacional Cahuita (Sánchez-Vindas, 1983), ahora en su segunda edición (Sánchez-Vindas, 2001). El entomólogo **William A. Haber** (n. 1946), residente antiguo en Costa Rica y con apoyo directo del MO, prosiguió su inventario de la región de Monteverde (que ha deparado muchos hallazgos interesantes y aún continúa haciéndolo) junto con su compañera **Willow Zuchowski** (n. 1955), los recolec-

tributed much to the florulas of both La Selva (Atwood, 1988) and Monteverde (Atwood, 2000), as another American, **Garrett E. Crow** (b. 1942), carefully inventoried aquatic vascular plants throughout the country (Crow, 1993; Crow & Rivera, 1986; Crow et al., 1987). Jorge Gómez-Laurito continued his work toward a florula of the Alberto M. Brenes Biological Reserve, while Grayum, Quírico Jiménez, and Richard H. Warner collected extensively in Carara National Park toward preparation of a checklist for that site (Jiménez M. & Grayum, 2002). The *Manual* project continued to employ plant collectors on an occasional basis, including Abelardo Chacón (who ranged widely), **Juan Marín** (Osa Peninsula), and **Orlando Vargas** (b. 1967; Sarapiquí region).

The Costa Rican Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio) was established in 1989 by distinguished Universidad de Costa Rica microbiologist **Rodrigo Gámez** (b. 1936) and renowned entomologist and tropical ecologist **Daniel H. Janzen** (b. 1939), of the University of Pennsylvania, in part to temporarily house the Herbario Nacional following the demolition of its quarters at the Museo Nacional (see Gámez, 1999; Zeledón, 2000). INBio immediately initiated a systematic program of both floristic and faunistic inventories of Costa Rica, placing specially trained "parataxonomists" at selected stations throughout the country.

The *Manual de plantas de Costa Rica* project, which had been based in the Museo Nacional, followed CR to the new INBio headquarters in Santo Domingo de Heredia. Although the Herbario Nacional returned to new quarters at the Museo in 1991, the *Manual* project remained at INBio due to space considerations. There, it functioned essentially as INBio's botany department and herbarium. In 1993, INBio established its own herbarium (INB), in order to accommodate the burgeoning collections of its botanists and parataxonomists. In a relatively short time, under the direction of Botany Department head Nelson Zamora, INB has grown to house over 120,000 numbers. But although INB is currently the more active herbarium, CR will remain of paramount importance because of its many types and other historical collections.

During the past decade, INBio personnel were responsible for many advances in Costa Rican floristics, especially curators José González, **Juan Francisco Morales** (b. 1970), Alexánder Rodríguez, and Nelson Zamora, and former curators María Marta Chavarría, Quírico Jiménez (now a deputy in the Costa Rican Congress), and **Alexander Rojas** (see, e.g., Jiménez M., 1997, 1999; J. F. Morales, 1998a, 2001; Rojas A., 1999; Jiménez M. et al., 2002). Several INBio parataxonomists have distinguished themselves as botanical specialists, most notably Reinaldo Aguilar, **Evelio Alfaro** (b. 1964), **Flor Araya,** Erick Bello, **Ulises Chavarría, Roberto Espinoza, Billen Gamboa** (b. 1976), Juan Marín, **Francisco (Javier) Quesada** (b. 1964), and **Rodolfo Zúñiga** (b. 1962), and some have authored publications on the Costa Rican flora (see, e.g., Quesada Q. et al., 1997; Alfaro & Gamboa, 1999; Chavarría et al., 2001; Alfaro, 2003).

Botanists at other Costa Rican institutions also continue to play important roles. At the Museo Nacional, **Alfredo Cascante** (b. 1967), Armando Estrada, and **Joaquín Sánchez** (b. 1962) pursue their richly rewarding explorations of the central Pacific

tores locales **Erick Bello** y **Eladio Cruz,** y numerosos voluntarios y colegas, entre los cuales se encuentran **Seth Bigelow, Christopher T. Ivey** y (más tarde) **Darin S. Penneys.** Estos estudios, también con apoyo de la NGS, han resultado en una lista exhaustiva, con testigos, de las plantas vasculares (Haber, 1991, 2000b) y una guía ilustrada de los árboles comunes (Haber et al., 1996, 2000) del sitio. Dos expediciones patrocinadas por la OET y la NGS exploraron la vertiente caribeña del Volcán Barva en 1983 (Pringle et al., 1984) y 1986, con el respaldo en la recolección de plantas de Grayum, Isidro Chacón, Gary Hartshorn, la estadounidense **Robin L. Chazdon** (ver Chazdon, 1989), los botánicos británicos **A. Clive Jermy** (n. 1932) y **Trevor Walker,** y el curador de MO **George E. Schatz** (n. 1953), este último otro estudiante de los cursos de la OET y en aquel entonces alumno de Hugh H. Iltis en la Universidad de Wisconsin. **Ricardo Soto,** especialista en algas de la UCR, coordinó extensos inventarios de la Zona Norte (Chaves Q., 1988) y la Península de Osa, en ambos casos con la ayuda experta del recolector Gerardo Herrera. De 1988 a 1991, **Vicki A. Funk** (n. 1947), botánica del Instituto Smithsoniano, encabezó un estudio botánico del Volcán Arenal, también con la ayuda de Herrera y de Gina Umaña, botánica del Museo Nacional. **Maarten Kappelle** (n. 1962), fitosociólogo holandés, realizó un estudio meticuloso de los robledales de la Cordillera de Talamanca y publicó una lista de la flora leñosa de la parte más alta (> 2000 m) (Kappelle et al., 1991), además de otros estudios relacionados (p. ej., Kappelle, 1996; Kappelle & Gómez P., 1992; Kappelle & van Omme, 1998; Kappelle et al., 1989, 1992, 2000). Recientemente, ha estado trabajando en otras regiones del país (ver, p. ej., Kappelle et al., 2003). El certero trabajo de campo del orquideólogo **John T. Atwood** (n. 1946) enriqueció mucho las flórulas de La Selva (Atwood, 1988) y Monteverde (Atwood, 2000), mientras otro estadounidense, **Garrett E. Crow** (n. 1942), se especializó en las plantas vasculares acuáticas de todo el país (Crow, 1993; Crow & Rivera, 1986; Crow et al., 1987). Gómez-Laurito continuó trabajando en una flórula de la Reserva Biológica Alberto M. Brenes, mientras Grayum, Quírico Jiménez y Richard H. Warner realizaron amplias colecciones del Parque Nacional Carara, en preparación de una lista de plantas vasculares de ese lugar (Jiménez M. & Grayum, 2002). El proyecto del *Manual* siguió contratando recolectores ocasionalmente, así como Abelardo Chacón (quien trabajó en muchas partes del país), **Juan Marín** (Península de Osa) y **Orlando Vargas** (n. 1967; región de Sarapiquí).

El Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio) de Costa Rica fue establecido en 1989 por **Rodrigo Gámez** (n. 1936), microbiólogo destacado de la Universidad de Costa Rica, y **Daniel H. Janzen** (n. 1939), entomólogo y ecólogo tropical de renombre de la Universidad de Pennsylvania, en parte para albergar, temporalmente, el Herbario Nacional después de la demolición de su local en el Museo Nacional (ver Gámez, 1999; Zeledón, 2000). El INBio inició de inmediato un inventario sistemático de la flora y la fauna de Costa Rica, ubicando "parataxónomos" capacitados específicamente para el inventario en lugares específicos a lo largo del país.

slope (see, e.g., Cascante & Estrada, 1999), most recently with funding from the Spanish government. From his base at UCR, Jorge Gómez-Laurito generates a steady stream of publications, mainly floristic treatments and descriptions of new taxa, sometimes in collaboration with promising students such as **Óscar Valverde.** Under the leadership of director **Dora Emilia Mora de Retana** (1940–2001), and with guidance from John T. Atwood and fellow orchidologist **Robert L. Dressler** (b. 1927), the Jardín Botánico Lankester has blossomed into one of the most active research centers in the country (Warner, 2003). However, Costa Rican orchidology was recently dealt a severe blow by the nearly simultaneous deaths (see C. O. Morales, 2001; Warner, 2002) of Mora de Retana and her colleague **Joaquín García Castro** (1944–2001), jointly responsible for the first modern checklist of Costa Rican orchids (Mora-Retana & García, 1992). Their legacy is now being well served at the Jardín Botánico Lankester by **Carlos O. Morales** (b. 1964) and his associates, including **Mario A. Blanco** (b. 1972), **Jorge Warner,** and Italian orchidologist and illustrator **Franco Pupulin.** Morales and Pupulin edit the well-received new journal *Lankesteriana,* and Pupulin (2002) has produced an updated Costa Rican orchid checklist. Pablo Sánchez-Vindas is now at UNA with Luis Poveda, with whom he has recently published a pair of identification guides to Costa Rican trees (Poveda Á. & Sánchez-Vindas, 1999; Sánchez-Vindas & Poveda Á., 1997). Since 1986, Luis Diego Gómez has been the director of OTS's Jardín Botánico Wilson, where he has overseen a botanical exploration of the nearby forests by collector Isidro Chacón, and continues to facilitate the work of visiting botanists such as **Alexander Krings** (Krings, 1999). Cactus specialist **Marta Rivas Rossi,** based at the Universidad Estatal a Distancia in San José, has contributed valuable treatments of her group (Rivas R., 1997, 1998). Until recently, the OTS La Selva Biological Station employed resident plant expert Orlando Vargas, who was continually on the lookout for new records. Botanists Gerardo Herrera, **Rafael Ocampo,** and **Gerardo Rivera** (b. 1948), though unaffiliated with major institutions, pursue their independent collecting agendas.

More foreign botanists worked in Costa Rica during the 1990s than in any previous decade. Recent foreign visitors have included **Stephen W. Ingram** (b. 1961) and **Karen Ferrell-Ingram** (b. 1958), formerly of The Marie Selby Botanical Gardens, whose focus on epiphytes resulted in a guide to these plants for the Monteverde reserve (Ingram et al., undated); American Peace Corps volunteer **Patrick Harmon** (b. 1958), who made a number of well-prepared and significant collections (deposited at INB) of rare tree species from Manuel Antonio National Park towards a guide to the trees of the park (Harmon, 2004); British plant taxonomist **T. D. Pennington** (b. 1938), in search of various families for his broad-spectrum monographic work; Danish ecologist **Karsten Thomsen,** German **Stefan Merz** (b. 1962), and Austrians **Werner Huber** (b. 1961) and **Anton Weissenhofer** (b. 1967), all of whom contributed important collections, mainly from the Golfo Dulce region; and Jens Bittner, who botanized extensively in the Alberto M. Brenes Biological Reserve and the Cordillera de Talamanca.

El proyecto del *Manual de plantas de Costa Rica,* que inició con sus oficinas en el Museo Nacional, siguió al CR a su nuevo local en la sede del INBio, en Santo Domingo de Heredia. Aunque el Herbario volvió al Museo Nacional en 1991, el proyecto del *Manual* permaneció en el INBio por razones de espacio y allí funcionó básicamente como departamento de botánica y herbario de esa institución privada. En 1993, el INBio estableció su propio herbario (INB), para acomodar las muestras de sus botánicos y parataxónomos. En relativamente poco tiempo, bajo la dirección del jefe del Departamento de Botánica Nelson Zamora, el INB ha acumulado más de 120,000 muestras. Obviamente, el INB ha sido el herbario más activo en estos años, aunque, CR es de suma importancia por sus numerosos tipos y otras colecciones históricas.

Durante la última década, el personal del INBio fue responsable de muchos avances en el conocimiento de la flora de Costa Rica, especialmente por los curadores José González, **Juan Francisco Morales** (n. 1970), Alexánder Rodríguez y Nelson Zamora, y los ex curadores María Marta Chavarría, Quírico Jiménez (ahora un diputado en la Asamblea Legislativa de Costa Rica) y **Alexander Rojas** (ver, p. ej., Jiménez M., 1997, 1999; J. F. Morales, 1998a, 2001; Rojas A., 1999; Jiménez M. et al., 2002). Varios parataxónomos del INBio se han destacado en la botánica, entre ellos Reinaldo Aguilar, **Evelio Alfaro** (n. 1964), **Flor Araya,** Erick Bello, **Ulises Chavarría, Roberto Espinoza, Billen Gamboa** (n. 1976), Juan Marín, **Francisco (Javier) Quesada** (n. 1964) y **Rodolfo Zúñiga** (n. 1962), y algunos han sido autores de la flora costarricense (ver, p. ej., Quesada Q. et al., 1997; Alfaro & Gamboa, 1999; Chavarría et al., 2001; Alfaro, 2003).

Botánicos de otras instituciones de Costa Rica también llevan adelante proyectos importantes en el inventario florístico del país. En el Museo Nacional, **Alfredo Cascante** (n. 1967), Armando Estrada y **Joaquín Sánchez** (n. 1962) están haciendo exploraciones muy productivas en el Pacífico Central (ver, p. ej., Cascante & Estrada, 1999), recientemente con apoyo del gobierno de España. Desde su sede en la UCR, Jorge Gómez-Laurito sigue generando un flujo constante de publicaciones, principalmente de tratamientos florísticos y descripciones de táxones nuevos, a veces en colaboración con estudiantes prometedores, tales como **Óscar Valverde.** Bajo el liderazgo de su directora **Dora Emilia Mora de Retana** (1941–2001), y con la asesoría de John T. Atwood y el también orquideólogo **Robert L. Dressler** (n. 1927), el Jardín Botánico Lankester se convirtió repentinamente en uno de los centros de investigación más activos del país (Warner, 2003). Pero el estudio local de las orquídeas recibió un fuerte golpe recientemente, con la muerte casi simultánea (véase C. O. Morales, 2001; Warner, 2002) de Mora de Retana y su colega **Joaquín García Castro** (1944–2001), quienes produjeron juntos la primera lista moderna de las orquídeas de Costa Rica (Mora-Retana & García, 1992). Sin embargo, su legado en el Jardín Lankester está en las buenas manos de **Carlos O. Morales** (n. 1964) y sus colegas como **Mario A. Blanco** (n. 1972), **Jorge Warner** y el orquideólogo e ilustrador italiano **Franco Pupulin.** Morales y Pupulin son los editores de la nombrada nueva revista *Lankesteriana,* y Pupulin (2002) ha producido una lista actualizada de las orquídeas del país. Pablo

As in the past, all of this plant exploration continues to fuel and in turn be stimulated by floristic compilation, as exemplified by the recent publication of Robert L. Dressler's authoritative and lavishly illustrated orchid field guide (Dressler, 1993); an equally opulent guide to the flowering plants of the Golfo Dulce region (Weber et al., 2001), based on the field work of Werner Huber and Anton Weissenhofer; and the first two volumes of *Flora mesoamericana* (Davidse et al., 1994; Moran & Riba, 1995), a massive regional effort coordinated jointly by the Universidad Nacional Autónoma de México, the Missouri Botanical Garden, and the Natural History Museum (London). The *Flora de Nicaragua,* a MO project in the works for 23 years, was recently published in its entirety (Stevens et al., 2001). Concomitant with the preparation of these works, many hundreds of new taxa have been validated by specialists. For example, since 1993 at least 209 new species of Orchidaceae have been described from Costa Rica alone. During the period 1989–2000, our records indicate that a total of over 500 species of vascular plants were added to the Costa Rican flora (476 of these in the "golden years," 1994–1997), including roughly 200 new country records of previously described species.

The *Manual de plantas de Costa Rica* project

In his almost autobiographical and relatively informal introductory chapters to the *Flora of Costa Rica,* Standley stated that "The fame of Costa Rica's flora for bewildering variety and exquisite beauty is based primarily upon the vegetation of the tierra fría . . . If a botanist has only a short time to spend in Costa Rica, he should hasten to the upper slopes" (Standley, 1937b: 29). From the beginning of our work in Costa Rica, we felt that too many botanists—perhaps with a north-temperate penchant for seeking out the most comfortable places to work and the plants easiest to reach—had taken Standley's words too seriously, no matter the length of stay. The collecting plan designed for the *Manual* project reflected our intention to concentrate on the far more diverse and little-explored low to middle elevations, especially wet forest formations. But Standley did sense that here was the real heart of the matter: "It has seemed to me that in a land of so many interesting regions, this was one of the most profitable for exploration. Nowhere is it possible to find a greater number of plants that are likely to prove new" (Standley, 1937b: 16).

By far the vast majority of new collections accumulated during the course of the *Manual* project have come from lowland to mid-elevation forests (see Fig. 4, in the Vegetation chapter). The original strategy of the *Manual* project was to station resident collectors at Braulio Carrillo, Corcovado, Rincón de La Vieja, and Tortuguero National Parks. Several expeditionary incursions, mostly into the middle-elevation slopes of the Cordillera de Talamanca (funded by the National Geographic Society), also generated important collections for the project, as did similarly funded work in the Monteverde area (see preceding section). Parataxonomist Reinaldo Aguilar later adopted the Osa

Sánchez-Vindas, actualmente en la UNA, publicó junto con Luis J. Poveda un par de guías regionales para la identificación de árboles del país (Poveda Á. & Sánchez-Vindas, 1999; Sánchez-Vindas & Poveda Á., 1997). Desde 1986, Luis Diego Gómez ha sido director del Jardín Botánico Wilson de la OET, donde ha supervisado la exploración de los bosques aledaños por el recolector Isidro Chacón, y sigue facilitando el trabajo de botánicos visitantes, como **Alexander Krings** (Krings, 1999). Hasta hace poco, la Estación Biológica La Selva contaba con Orlando Vargas, siempre con muy buen ojo para reportes nuevos del lugar, como el experto local en plantas. Especialista en cactos **Marta Rivas Rossi,** radicada en la Universidad Estatal a Distancia en San José, ha contribuido tratamientos valiosos del grupo (Rivas R., 1997, 1998). Los botánicos Gerardo Herrera, **Rafael Ocampo** y **Gerardo Rivera** (n. 1948), aunque actualmente no afiliados a ninguna institución mayor, aún hacen aportes ocasionales al conocimiento florístico del país.

Durante la década de 1990 trabajaron más botánicos extranjeros en Costa Rica que en cualquier otra época. Algunos de los visitantes más recientes fueron **Stephen W. Ingram** (n. 1961) y **Karen Ferrell-Ingram** (n. 1958), antes del Jardín Botánico Marie Selby, quienes, como resultado de su interés en las epífitas, publicaron una guía de las mismas para la Reserva de Monteverde (Ingram et al., sin fecha); **Patrick Harmon** (n. 1958), voluntario del Cuerpo de Paz de los Estados Unidos, quien hizo varias recolecciones muy buenas (que están depositadas en el INBio) de especies raras de árboles del Parque Nacional Manuel Antonio, con miras a publicar una guía de los árboles de ese lugar (Harmon, 2004); el taxónomo británico de plantas **T. D. Pennington** (n. 1938), en busca de especies en varias familias para su trabajo monográfico de amplio rango; el ecólogo danés **Karsten Thomsen,** el alemán **Stefan Merz** (n. 1962) y los austríacos **Werner Huber** (n. 1961) y **Anton Weissenhofer** (n. 1967), quienes hicieron importantes recolecciones, principalmente en la región de Golfo Dulce; y Jens Bittner, quien hizo muchas recolecciones en la Reserva Biológica Alberto M. Brenes y la Cordillera de Talamanca.

Igual como en el pasado, toda esta exploración botánica sigue fomentando publicaciones florísticas, como en el caso de Robert L. Dressler, con la reciente edición de su exquisitamente ilustrada y fidedigna guía de orquídeas (Dressler, 1993); una guía igualmente rica en ilustraciones y fotos de las plantas con flores de la región del Golfo Dulce (Weber et al., 2001), con base en el trabajo de campo de Werner Huber y Anton Weissenhofer; así como los dos primeros volúmenes de *Flora mesoamericana* (Davidse et al., 1994; Moran & Riba, 1995), un esfuerzo regional masivo, coordinado por la Universidad Nacional Autónoma de México, el Jardín Botánico de Missouri y el Museo de Historia Natural (Londres). La *Flora de Nicaragua,* un proyecto del MO que se prolongó por 23 años, se terminó de publicar recientemente (Stevens et al., 2001). Paralelamente a la preparación de estos trabajos, los especialistas han publicado cientos de táxones nuevos; por ejemplo, desde 1993 se han descrito sólo para Costa Rica por lo menos 209 especies nuevas de Orchidaceae. Durante el período 1989–2000, nuestros datos indican que a la flora de Costa Rica se le agregaron más de 500 especies de plantas vasculares (476 de ellas en los "años dorados" de 1994

Braulio Carrillo National Park, Quebrada Molinete (1990)

Peninsula as his botanical home base, and continued until 2003 (when he began working for the La Selva Biological Station) to contribute exciting discoveries from the region.

The *Manual de plantas de Costa Rica* is based on these new collections, as well as the historical collections accumulated mostly at the herbaria of the Museo Nacional de Costa Rica (CR), the Field Museum of Natural History (F), the Missouri Botanical Garden (MO), and the Smithsonian Institution (US). The four significant herbaria in Costa Rica harbor slightly over 400,000 specimens, but probably over half of these are duplicates held in common. Perhaps as many as a third of the ca. 220,000 specimens in the CR herbarium are duplicates from INBio's ca. 120,000 collections. Thus, the total number of specimens (not counting duplicates) on which the *Manual* is based is probably closer to 300,000.

The *Manual* database, created by Barry Hammel in 1986, was used for label production and data management while the project was based at the Museo Nacional, and continued to be used for the same purposes following our move to Santo Domingo in 1989. In 1996, the accumulated 60,000+ specimen data were transferred to INBio's own "Biodiversity Information Management System" (BIMS). The web representation of the *Manual* specimen database, designed by former INBio web-wizard **Werner Böhl,** was frozen as of August 1996, and is available, mostly for historical purposes, as of this writing at:

http://www.mobot.org/manual.plantas/lista.html

By 2000, the INBio database system was totally redesigned and renamed ATTA (after the genus *Atta,* leaf-cutter ants that grow fungi for food). Currently, the information held there has two principal WWW portals, one that is a direct descendant of the *Manual:*

http://www.inbio.ac.cr/bims/PLANTAE.html

a 1997), incluyendo unos 200 registros nuevos para el país de especies previamente descritas.

El proyecto del *Manual de plantas de Costa Rica*

En los capítulos introductorios de su *Flora of Costa Rica,* relativamente informales y casi autobiográficos, Standley dijo que "La fama de variedad asombrosa y belleza increíble de la flora de Costa Rica se basa principalmente en la vegetación de las tierras frías . . . Si un botánico tiene solamente un plazo corto para estar en Costa Rica, deberá subir en seguida a las partes altas" (Standley, 1937b: 29). Desde el principio de nuestro trabajo en Costa Rica, sentimos que demasiados botánicos—quizás aquellos provenientes de zonas templadas y con la tendencia a buscar temperaturas agradables y plantas de fácil acceso—habían tomado las palabras de Standley demasiado en serio, al margen de la duración de su estadía. El plan de trabajo del *Manual,* en cuanto a las recolecciones, refleja nuestra intención de concentrarnos en las menos exploradas y mucho más diversas elevaciones bajas a medias, especialmente en las más húmedas. De hecho, es obvio que Standley sí sentía que tales regiones guardaban el tesoro: "Me parecía que en un país de tantas regiones interesantes, esta [las tierras bajas de la vertiente del Caribe] era una de las más productivas para la exploración. En ningún otro lado es posible encontrar más especies probablemente nuevas" (Standley, 1937b: 16).

En gran medida, la mayoría de las colecciones nuevas acumuladas durante el transcurso del proyecto provinieron de los bosques de elevaciones bajas a medias (ver Fig. 4, en el capítulo de Vegetación). La estrategia original del proyecto incluía tener recolectores locales en los parques nacionales Braulio Carrillo, Corcovado, Rincón de La Vieja y Tortuguero. Varias giras tipo expedición, principalmente a las elevaciones medias de la vertiente del Caribe de la Cordillera de Talamanca (con apoyo de la NGS), también generaron importantes colecciones para el proyecto, igual que el trabajo en el área de Monteverde (ver antes, sección de la exploración botánica). El parataxónomo Reinaldo Aguilar adoptó la Península de Osa como su base de operaciones en el campo, y hasta 2003 (cuando se fue a trabajar en la Estación Biológica La Selva) siguió haciendo interesantes hallazgos en la región.

Este *Manual de plantas de Costa Rica* está basado en esas nuevas colecciones, además de las ya históricas que se encuentran principalmente en los herbarios del Museo Nacional de Costa Rica (CR), el Field Museum of Natural History (F), el Missouri Botanical Garden (MO), y el Instituto Smithsoniano (US). Las colecciones de los cuatro principales herbarios costarricenses suman un poco más que 400,000 muestras, pero probablemente más de la mitad de ellas son duplicados compartidos. Es posible que hasta una tercera parte de las aproximadamente 220,000 muestras del CR sean duplicados de las ca. 120,000 que tiene el INBio. De este modo, el número total de especí-

and another that is a powerful search engine that can provide information not only about plants, but also about all the other taxa inventoried at INBio:

http://atta.inbio.ac.cr/

Between the ATTA database at INBio and the TROPICOS database at MO, accessible through WWW at:

http://mobot.mobot.org/W3T/Search/vast.html

nearly half of the estimated total number of specimens on which the *Manual* is based are computerized.

The *Manual* project was designed from the beginning to be based in Costa Rica, to build a computerized specimen database in the country, to stimulate and involve maximally local botanists and parataxonomists, and to produce an illustrated hard-copy manual written in Spanish. Although conceived as a single-volume "manual," that goal proved impossible (and short-lived) for such a large and complex flora, given the inclusion of diagnostic descriptions, as well as many illustrations. Only the name remains. Beginning with the gymnosperms and monocots, the *Manual de plantas de Costa Rica* seeks to update and augment the work of Standley (1937b–1938b) and Burger (1971–2000) in a relatively succinct format, copiously illustrated and in Spanish.

menes en los cuales se basa el *Manual,* sin contar los duplicados, probablemente sea de casi 300,000.

La base de datos del *Manual,* creada por Barry Hammel en 1986, se utilizó para elaborar etiquetas y listas mientras el proyecto tenía su sede en el Museo Nacional, y se siguió usando con este propósito después de que se trasladó a Santo Domingo, en 1989. En 1996, los datos de unas 60,000 muestras que se encontraban allí fueron trasladados al Biodiversity Information Management System (BIMS) del INBio. La página web de esta información originada por el proyecto del *Manual,* diseñada por el ex funcionario del INBio **Werner Böhl,** dejó de actualizarse en agosto de 1996, pero aún se puede ingresar a ella en:

http://www.mobot.org/manual.plantas/lista.html

Ya para 2000, el sistema de manejo de información en el INBio había sido totalmente rediseñado y se le había dado un nuevo nombre: ATTA (que hace referencia al género *Atta* de hormigas que cortan hojas para cultivar el hongo del cual se alimentan). Actualmente la información que se maneja en ATTA tiene dos puertas principales en la web, una que es la descendiente directa del *Manual:*

http://www.inbio.ac.cr/bims/PLANTAE.html

y la otra es un buscador novedoso y muy poderoso, que devuelve información no sólo de plantas sino de todos los grupos que se trabajan en el INBio:

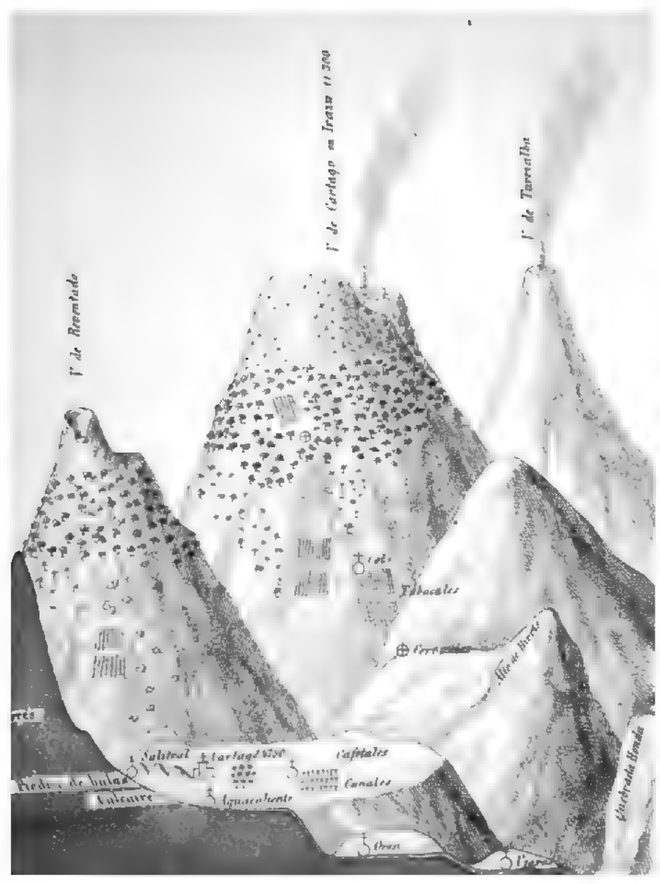
http://atta.inbio.ac.cr/

Entre la base de datos ATTA del INBio y la base de datos del MO, TROPICOS, accesible en la web en:

http://mobot.mobot.org/W3T/Search/vast.html

cualquier persona puede tener acceso a casi la mitad de las muestras en las cuales se basa este *Manual,* incluyendo la información de la etiqueta de cada una.

Desde su inicio, se pensó que el proyecto del *Manual* tendría su sede en Costa Rica, para construir aquí una base de datos computadorizada de las muestras, estimular e involucrar al máximo a los botánicos y recolectores (parataxónomos) nacionales y publicar en español una guía ilustrada para la identificación de las plantas del país. Aunque inicialmente se concibió como un *Manual* de un solo volumen, esta meta demostró ser imposible de lograr, dada la flora tan extensa y compleja de Costa Rica, y la inclusión de claves, descripciones y muchas ilustraciones; sin embargo, decidimos mantener el nombre *Manual de plantas de Costa Rica.* Comenzando con las gimnospermas y las monocotiledóneas, este *Manual* intenta actualizar y aumentar el trabajo de Standley (1937b–1938b) y Burger (1971–2000), en un formato más o menos conciso, con abundantes ilustraciones y en idioma español.



El ambiente físico/ The physical environment

M. H. Grayum, B. E. Hammel & N. Zamora

Geografía política

Costa Rica es un territorio pequeño, de aproximadamente 51,000 km^2, situado al sur del istmo centroamericano; limita al norte con Nicaragua y al este con Panamá, al noreste con el Mar Caribe y al suroeste con el Océano Pacífico. El país se divide en siete provincias (ver guardas de atrás): Guanacaste y Puntarenas, con casi o todo su territorio, respectivamente, en la vertiente del Pacífico; Cartago y Limón, situadas casi o todo, respectivamente, en la vertiente del Caribe; y Alajuela, Heredia y San José, con bastante territorio en ambas vertientes. Las siete capitales de provincia son las ciudades principales del país; con la excepción de Liberia (Guanacaste), cada una comparte el nombre con su provincia.

Political geography

Costa Rica is a small country of ca. 51,000 km^2, located in southern Central America between Nicaragua, to the north, and Panama, to the east. It is partitioned into seven provinces (see back endpapers), as follows: Guanacaste and Puntarenas, mostly or entirely (respectively) on the Pacific slope; Cartago and Limón, mostly or entirely (respectively) on the Caribbean slope; and Alajuela, Heredia, and San José, each with significant portions on both slopes. The seven provincial capitals are the principal cities of the country; with the exception of Liberia (Guanacaste), each shares the name of its province.

Las provincias se dividen en cantones y éstos en distritos. Para consultar mapas y otra información sobre estas subdivisiones políticas, ver especialmente Chinchilla V. (1987) y Salguero (1985). Las coordenadas geográficas, la elevación y otros datos relevantes de pueblos y nombres topográficos, con énfasis en las localidades de significado botánico, se pueden consultar en el diccionario de localidades del *Manual* en:

http://www.mobot.org/MOBOT/Research/costaricagaz.shtml

Costa Rica presenta un panorama deslumbrante de parques y reservas nacionales y privadas, que ocupan aproximadamente 824,500 hectáreas (ha), el 16.2% del territorio total (Boza & Cevo, 2001). Aunque estas cifras son impresionantes, hay una fea verdad asociada a ellas: fuera de las áreas protegidas, ya casi no existe bosque o el que queda está muy intervenido. Por lo tanto, la ubicación y el alcance de los parques nacionales y reservas de Costa Rica son de mucha importancia para los intereses biológicos y de conservación. Los mapas de estos sitios protegidos están en Boza & Cevo (2001), que también contiene descripciones y fotografías de los mismos. Más recientemente, el país fue dividido en 11 "áreas de conservación"; ver, por ejemplo, el mapa elaborado por CSI-SINAC (2002). Este mapa, que muestra un poco más del 24% del territorio nacional como protegido, detalla todas las áreas hipotéticamente protegidas, incluso las reservas forestales y las zonas protectoras (desde hace ya muchos años, las fuentes principales de la madera). Dentro de las áreas de conservación, una categoría administrativa, los protagonistas de la conservación del bosque (sin menospreciar las numerosas tierras privadas, apasionadamente protegidas) son los parques nacionales, los refugios de vida silvestre y las reservas biológicas (ver guardas de atrás).

Geografía física

A pesar de su pequeño tamaño, Costa Rica tiene una notable diversidad topográfica (ver guardas de adelante). El paisaje está dominado por una cadena de cuatro cordilleras alineadas de noroeste a sureste, que forman la División Continental, con las faldas a cada lado punteadas con picos y filas más o menos aislados. La costa del Caribe es relativamente uniforme, sin bahías ni penínsulas mayores. La costa del Pacífico es más variable en este sentido, con tres penínsulas mayores, cada una a la par de un golfo importante; ellas son, de norte a sur: la Península de Santa Elena (Golfo de Papagayo), la Península de Nicoya (Golfo de Nicoya) y la Península de Osa (Golfo Dulce). Estas tres penínsulas son más o menos montañosas, con elevaciones máximas de 711 m, 983 m y 745 m, respectivamente. Una cuarta península pacífica, la de Burica (elevación máxima 689 m), se comparte con Panamá. Las islas cercanas a la costa, raras en el lado del Caribe, son más numerosas y más grandes en aguas del Pacífico, especialmente en el Golfo de Nicoya y por la Península de Santa Elena. La Isla de Chira (elevación máxima

The provinces are subdivided into counties (cantones), and these are further divided into districts (distritos). For maps and other information on these political subdivisions, see especially Chinchilla V. (1987) and Salguero (1985). Geographic coordinates, elevation, and other important data on towns and toponyms, with an emphasis on localities of botanical significance, can be found in the *Manual* gazetteer at:

http://www.mobot.org/MOBOT/Research/costaricagaz.shtml

Costa Rica boasts a dazzling array of national parks and other national and non-governmental reserves occupying about 824,500 ha, or 16.2% of its total area (Boza & Cevo, 2001). While these figures are impressive, there is a downside: outside of these protected areas, most of the original forests have now been clear-cut or greatly perturbed. The location and extent of Costa Rica's protected areas is thus of critical importance to biological and conservation interests. These sites are mapped in Boza & Cevo (2001), which also provides descriptions and color photographs of the national parks and other protected areas. More recently, the country has been divided into 11 "conservation areas"; see, for example, the map by CSI-SINAC (2002). This map, showing just over 24% of the country under some sort of protection, details all the hypothetically protected areas, including forest reserves and "protected zones" (for many years now, the main sources of timber). Within the purely administrative conservation areas, the main players in forest conservation (notwithstanding numerous zealously protected areas of private lands) are the national parks, the wildlife refuges, and the biological reserves (see back endpapers).

Physical geography

Considering its size, Costa Rica is remarkably diverse topographically (see front endpapers). The landscape is dominated by a northwest-to-southeast aligned chain of four major cordilleras, forming the Continental Divide, and flanked on either side by coastal lowlands studded with outlying peaks and ridges. The Caribbean coast is relatively uniform, unbroken by significant inlets or peninsulas. The Pacific coast is more varied in this regard, with three major peninsulas, each sheltering an important gulf; these are, from north to south: the Santa Elena Peninsula (Gulf of Papagayo); the Nicoya Peninsula (Gulf of Nicoya); and the Osa Peninsula (Golfo Dulce). All of these peninsulas are rather hilly, with maximum elevations of 711 m, 983 m, and 745 m, respectively. A fourth Pacific peninsula, the Burica (maximum elevation 689 m), is shared with Panama. Inshore islands, rare on the Caribbean side, are larger and more numerous in Pacific waters, especially in the Gulf of Nicoya and about the Santa Elena Peninsula. Isla de Chira (maximum elevation 251 m), in the Gulf of Nicoya, is the largest Costa Rican island. Further offshore are Isla del Caño (maximum elevation ca. 120 m), northwest of

251 m), en el Golfo de Nicoya, es la más grande de Costa Rica. Más afuera de la costa están la Isla del Caño (elevación máxima ca. 120 m) al noroeste de la Península de Osa, y la distante Isla del Coco (elevación máxima 634 m), situada más de 500 km al suroeste del país.

Valle Central por Santa Ana (2001)

La mayoría de la población humana de Costa Rica vive en la Meseta o Valle Central, un área pequeña de relieve bajo (entre ca. 700–1500 m de elevación) situada a horcajadas de la División Continental, en el centro del país. El lado caribeño del Valle Central lleva sus aguas al mar por el Río Reventazón, el lado Pacífico por los ríos Barranca y Grande de Tárcoles. En dicha área se encuentran las cuatro ciudades más grandes del país: San José (1160 m), Alajuela (951 m) y Heredia (1168 m), en la vertiente del Pacífico, y Cartago (1426 m) en la vertiente del Caribe.

Las cordilleras

El eje cordillerano principal que corre a lo largo del país consiste en cuatro unidades muy bien diferenciadas, que no están completamente alineadas. La más norteña, llamada Cordillera de Guanacaste, es una cadena de volcanes de alturas moderadas, separadas por profundas hondonadas. Los picos principales de la Cordillera de Guanacaste (de noroeste a sureste) son el Volcán (o Cerro) Orosí (1450 m), el Volcán (o Cerro) Cacao (1659 m), el Volcán Rincón de La Vieja (1895 m), el Volcán Santa María (1916 m), el Volcán Miravalles (2028 m), el Volcán Tenorio (1916 m) y el Volcán Arenal (1633 m). Este último pico está algo aislado y no sobre la División Continental sino en la vertiente del Caribe, pero está alineado con los otros. Estructuras volcánicas adicionales incluyen el Cerro Orosilito (ca. 1210 m), el Cerro El Hacha (617 m), el Cerro

the Osa Peninsula, and distant Cocos Island (maximum elevation 634 m), more than 500 km to the southwest.

Most of the human population of Costa Rica lives in the Central Valley (Meseta or Valle Central), a small area of relatively low relief straddling the Continental Divide in the heart of the country, and ranging in elevation from ca. 700 to 1500 m. The Caribbean portion of the Central Valley drains to the sea via the Río Reventazón, the Pacific portion via the Río Barranca and the Río Grande de Tárcoles. Here are located the four largest Costa Rican cities: San José (1160 m), Alajuela (951 m), and Heredia (1168 m), all on the Pacific slope; and Cartago (1426 m), on the Caribbean slope.

The cordilleras

The axial cordillera of Costa Rica consists of four separate, slightly offset ranges, of distinct character. The northernmost of these, the Cordillera de Guanacaste, is a loosely connected chain of volcanoes of moderate height, separated by comparatively low passes. The main peaks are (from northwest to southeast): Volcán (or Cerro) Orosí (1450 m); Volcán (or Cerro) Cacao (1659 m); Volcán Rincón de La Vieja (1895 m); Volcán Santa María (1916 m); Volcán Miravalles (2028 m); Volcán Tenorio (1916 m); and Volcán Arenal (1633 m). The last-mentioned peak is somewhat isolated and lies off the Continental Divide on the Caribbean side, but is aligned with the others. Subsidiary volcanic edifices include Cerro Orosilito (ca. 1210 m), Cerro El Hacha (617 m), Cerro Espíritu Santo (979 m), Cerro Montezuma (ca. 1510 m), and Cerro Chato (1145 m). The Meseta Volcánica de Santa Rosa is a broad plateau of volcanic rock at the base of the Cordillera de Guanacaste, extending southward to the vicinity of Cañas.

The volcanoes of the Cordillera de Guanacaste are all considered extinct except for Rincón de La Vieja, Arenal, and Miravalles (which is in the fumarole stage); however, it is well to recall that even Arenal was regarded as extinct until its eruption in 1968 (Weyl, 1980). Volcán Arenal is the only Costa Rican volcano that has actually produced lava in historical times (Weyl, 1980); even the well-publicized eruptions from others have involved just steam and ash.

The Cordillera de Tilarán extends from near the town of the same name southeastward to the Montes del Aguacate (maximum elevation 1541 m), between San Ramón and Atenas. It is offset slightly westward from the axis of the Cordillera de Guanacaste. Nestled between the two ranges is Lake Arenal, formerly Arenal Lagoon (and now much enlarged by impoundment), which drains circuitously to the Río San Juan and the Caribbean coast. The Cordillera de Tilarán is both the shortest and lowest of the four major chains; the highest point is Cerro Los Amigos (1842 m), in the Monteverde Reserve. Although there are no active volcanoes in the Cordillera de Tilarán, three peaks in the Montes del Aguacate represent presumably extinct volcanic structures (Weyl, 1980): Cerro Mondongo (1020 m), Cerro Pelón (882 m), and Cerro Tinajita (925 m). Cerro Los Perdidos (1370 m), on the Caribbean slope south of Cerro Chato, is also

Espíritu Santo (979 m), el Cerro Montezuma (ca. 1510 m) y el Cerro Chato (1145 m). La Meseta Volcánica de Santa Rosa es una planicie ancha de roca volcánica situada en la base de la Cordillera de Guanacaste, que se extiende al sur hasta cerca de la ciudad de Cañas.

Con excepción del Rincón de La Vieja, el Arenal y el Miravalles (en la etapa de fumarolas), los volcanes de la Cordillera de Guanacaste se consideran muertos; sin embargo, hay que anotar que el más activo actualmente, el Arenal, se consideraba extinto hasta que explotó en 1968 (Weyl, 1980). El Volcán Arenal es el único de Costa Rica que ha producido lava en épocas modernas (Weyl, 1980); aunque otros dieron mucho que hablar con sus erupciones, únicamente lanzaron vapor y ceniza.

La Cordillera de Tilarán se extiende hacia el sureste desde cerca del pueblo del mismo nombre hasta los Montes del Aguacate (elevación máxima 1541 m), entre San Ramón y Atenas. Esta cadena está ubicada un poco fuera de línea al oeste de la Cordillera de Guanacaste. Reposando entre estas dos cordilleras se encuentra el Lago Arenal, antes llamado Llaguna de Arenal (ahora mucho más grande por la represa); sus aguas salen tortuosamente al Río San Juan y la costa del Caribe. La Cordillera de Tilarán es la más corta y también la más baja de las cuatro mayores; su pico más alto es Cerro Los Amigos (1842 m), en la Reserva de Monteverde. Aunque en esta cordillera no existen volcanes activos, tres picos de los Montes del Aguacate son estructuras volcánicas supuestamente extintas (Weyl, 1980): el Cerro Mondongo (1020 m), el Cerro Pelón (882 m) y el Cerro Tinajita (925 m). El Cerro Los Perdidos (1370 m), en la vertiente del Caribe al sur del Cerro Chato (y geológicamente aliado con la Cordillera de Guanacaste), también es de origen volcánico, y el Cerro San Miguel (414 m), cercano a Miramar, es un domo volcánico (Tournon & Alvarado, 1997). Ver Clark et al. (2000: 22) para otros posibles entornos volcánicos en la Cordillera de Tilarán.

Ligeramente fuera de la línea al este de la Cordillera de Tilarán (y alineada con la de Guanacaste) se sitúa la volcánicamente activa Cordillera Central, trasfondo del Valle Central. Esta cordillera es el hogar de los más impresionantes y reconocidos volcanes de Costa Rica: (del noroeste al sureste) el Poás (2708 m), el Barva (2900 m) y, en la vertiente caribeña, el Irazú (3432 m) y el Turrialba (3329 m). De estos, solamente el Poás y el Irazú se consideran activos, aunque el Turrialba está en la etapa de fumarolas y se consideraba activo en 1866 (Tournon & Alvarado, 1997). Estos picos principales están bordeados por varios volcanes subsidiarios, todos extintos, que incluyen el Cerro Congo (2014 m), en la vertiente caribeña del Volcán Poás; el Cerro Cacho Negro (2150 m), en la vertiente caribeña del Volcán Barva; el Cerro Zurquí (2010 m), entre los volcanes Barva e Irazú; y el Cerro Pasquí (2554 m), en la fachada sur del Irazú.

La parte más occidental de la Cordillera Central, en la vertiente caribeña, es más baja y menos conocida. Los picos más altos de esta región son el Cerro Pelón (ca. 2322 m), el Cerro Palmira (2184 m), el Cerro Porvenir (2267 m), el Cerro (o Volcán) Platanar (2183 m) y el Cerro Volcán Viejo (ca. 2183 m). Por lo menos los cuatro últimos se

volcanic in origin (although geologically allied with the Cordillera de Guanacaste), and Cerro San Miguel (414 m), near Miramar, is a volcanic dome (Tournon & Alvarado, 1997). See Clark et al. (2000: 22) for other possible volcanic foci in the Cordillera de Tilarán.

Offset slightly eastward from the axis of the Cordillera de Tilarán (and thus aligned with the axis of the Cordillera de Guanacaste) is the actively volcanic Cordillera Central, backdrop to the Central Valley. The Cordillera Central is home to the most imposing and familiar Costa Rican volcanoes (northwest to southeast): Volcán Poás (2708 m); Volcán Barva (2900 m); and (off the Continental Divide on the Caribbean side) Volcán Irazú (3432 m) and Volcán Turrialba (3329 m). Of these, only Poás and Irazú are presently regarded as active, although Volcán Turrialba is in the fumarole stage and was active as recently as 1866 (Tournon & Alvarado, 1997). These main peaks are flanked by subsidiary volcanoes, all extinct, including: Cerro Congo (2014 m), on the Caribbean slope of Volcán Poás; Cerro Cacho Negro (2150 m), on the Caribbean slope of Volcán Barva; Cerro Zurquí (2010 m), between Volcán Barva and Volcán Irazú; and Cerro Pasquí (2554 m), on the southern slope of Volcán Irazú.

The westernmost portion of the Cordillera Central, situated to the Caribbean side of the Continental Divide, is lower and less well known. The highest promontories in this region are: Cerro Pelón (ca. 2322 m); Cerro Palmira (2184 m); Cerro Porvenir (2267 m); Cerro (or Volcán) Platanar (2183 m); and Cerro Volcán Viejo (ca. 2183 m). At least the last four of these represent volcanoes that are presumably extinct, although Cerro Volcán Viejo was still in the fumarole stage until 1960 (Tournon & Alvarado, 1997).

The northern slope of the Cordillera Central is dissected by deep gorges, with rivers discharging large volumes of water toward the sea. Various small lakes of volcanic origin (Laguna Hule, 730 m; Laguna María Aguilar, 775 m; Laguna Río Cuarto, 390 m; etc.) dot the region.

The Cordillera de Talamanca, extending from near Cartago southeastward into Panama, is the most extensive upland region in Costa Rica, with the highest summits. Slightly offset toward the west from the line of the Cordillera Central, it is thus aligned with the Cordillera de Tilarán and, like that range, is not actively volcanic. The Pacific slope of the Cordillera de Talamanca is, in general, much steeper than the Caribbean slope. The highest Talamancan peaks are Cerro Chirripó (3819 m), the highest in the country, and Cerro Kámuk (3549 m), lying off the Continental Divide to the Caribbean side. Both of these, as well as Cerro Cuericí (3345 m), show evidence of Quaternary glaciation about their summits, including moraines, cirques, small lakes, striated rock surfaces, etc. (Weyl, 1980; Gómez P., 1986; Tournon & Alvarado, 1997). Other important Talamancan peaks are Cerro Buena Vista (3491 m), known popularly as Cerro de La Muerte, located just off the Continental Divide to the Pacific side; Cerro Asunción (3396 m), the highest point along the Pan-American Highway; and Cerro Vueltas (3156 m), also on the Pacific side.

consideran muertos, aunque el Cerro Volcán Viejo seguía en la etapa de fumarolas hasta 1960 (Tournon & Alvarado, 1997).

La vertiente norteña de la Cordillera Central está cortada por barrancas hondas, con ríos que descargan grandes cantidades de agua hacia el mar. El paisaje de esta región está punteado por varios lagos pequeños de origen volcánico (p. ej. Laguna Hule, 730 m; Laguna María Aguilar, 775 m; Laguna Río Cuarto, 390 m).

La Cordillera de Talamanca, que se extiende desde cerca de Cartago al sureste hasta adentro de Panamá, es la región de altura más extensa de Costa Rica y la que posee los picos más altos. Más o menos fuera de línea al oeste de la Cordillera Central, la Cordillera de Talamanca está alineada con la Cordillera de Tilarán e, igual que ésta, no está volcánicamente activa. La vertiente del Pacífico de la Cordillera de Talamanca tiene pendientes generalmente más fuertes que las de la vertiente caribeña. Los picos talamanqueños más altos son el Cerro Chirripó (3819 m), el más alto del país, y el Cerro Kámuk (3549 m), en la vertiente del Caribe. Estos dos, además del Cerro Cuericí (3345 m), muestran alrededor de sus cimas evidencias de glaciación cuaternaria, como morrenas, anfiteatros naturales, lagunas y superficies de rocas marcadas con estrías (Weyl, 1980; Gómez P., 1986; Tournon & Alvarado, 1997). Otros picos importantes de la Cordillera de Talamanca son el Cerro Buena Vista (3491 m), conocido como Cerro de La Muerte, ubicado muy cerca de la División Continental en el lado Pacífico; el Cerro Asunción (3396 m), el punto más alto de la Carretera Interamericana; y el Cerro Vueltas (3156 m), también del lado Pacífico.

Los Cerros de Escazú (el punto más alto con 2428 m), que ocupan gran parte del horizonte al sur del Valle Central, se pueden ver como una fila lateral de la Cordillera de Talamanca, con la que se conectan mediante el Alto Tablazo (1983 m) y los Cerros de La Carpintera (1870 m de elevación máxima), sobre la División Continental. Otros picos importantes en la parte norte de la Cordillera de Talamanca en la vertiente del Pacífico incluyen el muy rocoso y abrupto Cerro Caraigres (2508 m)—también conocido como Cerro Dragón o Cerro Los Cuarteles—y el espléndidamente aislado Cerro Turrubares (1756 m), que se encuentra apenas a 17.5 km del mar. La Fila de Matama, una rama mucho más importante, se extiende desde la porción central de la cordillera hacia la costa del Caribe y termina en el Cerro Matama (2251 m), a sólo 22 km del mar. En el sur de la región Pacífica, los ramales talamanqueños conocidos como Fila Costeña norte y Fila Costeña sur, separados por el cañón del Río Grande de Térraba, abrazan por el lado del mar los valles de General y Coto Brus, respectivamente. Resguardado por otras filas más bajas, el Cerro Anguciana (1707 m) en la Fila Costeña sur es el punto más alto de los dos ramales. El ramal del norte empieza en los valles de los ríos Savegre y División, el del sur empieza en el valle del Río Chiriquí (Panamá). La Fila Costeña se conoce también por otros nombres, como Fila o Cordillera Costera y Cordillera Brunka o Brunqueña.

En Costa Rica se han registrado al menos 68 conos o picos volcánicos (Weyl, 1980); los más destacados son todos los volcanes activos de las cordilleras de Guanacaste y

Cordillera de Talamanca, Chirripó massif
from Cerro de La Muerte (1992)

The Cerros de Escazú (highest point 2428 m), which form much of the southern skyline of the Central Valley, may be viewed as a northwestern spur ridge of the Cordillera de Talamanca, connected to them via Alto Tablazo (1983 m) and the Cerros de La Carpintera (highest point 1870 m), on the Continental Divide. Other important peaks in the northern Pacific portion of the Talamancas proper include the spectacularly rocky Cerro Caraigres (2508 m), also known as Cerro Dragón or Cerro Los Cuarteles, and the splendidly isolated Cerro Turrubares (1756 m), only 17.5 km from the sea. Fila de Matama, a much more important Talamancan spur, extends toward the Caribbean coast from the central portion of the range, culminating in Cerro Matama (2251 m), just 22 km from the sea. In the southern Pacific region, Talamancan spurs representing the northern and southern portions of the Fila Costeña, separated by the canyon of the Río Grande de Térraba, embrace the General and Coto Brus Valleys, respectively. Ramparted Cerro Anguciana (1707 m), in the southern spur, is the highest point. The northern spur originates at the valleys of the Ríos Savegre and División, the southern spur at that of the Río Chiriquí (Panama). The Fila Costeña goes by several alternate names, such as the Cordillera or Fila Costera and the Cordillera Brunka or Brunqueña.

At least 68 volcanic cones or peaks have been identified in Costa Rica (Weyl, 1980), most notably all the active volcanoes of the Cordilleras de Guanacaste (including Volcán Arenal) and Central, but also including many small and/or extinct volcanoes—mostly in the aforementioned cordilleras, but also in the Cordillera de Tilarán (Montes del Aguacate) and on the Caribbean coastal plain (e.g., Cerro Tortuguero, 119 m). No significant volcanic structures occur on the Costa Rican mainland south of the Central Valley, although some minor eruptive foci or domes are known: e.g., Alto Mano

Central, incluyendo muchos volcanes pequeños en su mayoría extintos, además unos cuantos en la Cordillera de Tilarán (p. ej., los Montes del Aguacate) y en las llanuras de la costa del Caribe (p. ej., el Cerro Tortuguero, 119 m). Al sur del Valle Central no hay estructuras volcánicas significativas, aunque si se conocen algunos domos eruptivos menores, como el Alto Mano de Tigre (708 m) cerca de Térraba, el Cerro Bola (ca. 145 m) cerca de Ciudad Neily y a lo largo del Río Lori en la vertiente caribeña de la Cordillera de Talamanca (Tournon & Alvarado, 1997). La Isla del Coco también es de origen volcánico.

La vertiente del Caribe

Tres sistemas de ríos principales (y numerosos secundarios) llevan las aguas al mar Caribe. Ellos son, de norte a sur, el San Juan, a lo largo de la frontera con Nicaragua; el Reventazón (conocido río arriba como Río Grande de Orosi), en el centro del país; y el Sixaola (conocido río arriba como Río Telire), que desemboca justo en la frontera con Panamá. El Río San Juan es el más grande de estos tres y el de cuenca más extensa; recibe las aguas de las cordilleras de Guanacaste y Tilarán y la mayoría de las de la Cordillera Central. La llanura ancha de la parte baja de la cuenca del San Juan se divide en tres regiones vagamente delimitadas: la Llanura de Los Guatusos, la Llanura de San Carlos y la Llanura de Sarapiquí (en muchos trabajos, incluso este *Manual*, esta última no existe como tal, y se considera parte de las llanuras de San Carlos, Tortuguero o Santa Clara).

La Llanura de Los Guatusos se puede definir ampliamente como una región cruzada por los tributarios que llevan las aguas de la Cordillera de Guanacaste al norte, a caer en el Lago de Nicaragua o en el Río San Juan (el desagüe del lago). Dicha área se extiende desde el Río Sapoá, en el extremo noroeste de Costa Rica, hasta el Río Pocosol al este. En realidad, el Río Sapoá tiene sus cabeceras en el lado oeste del Volcán Orosí, el pico más norteño de la cadena montañosa de Guanacaste. Aquí, la División Continental desciende hasta menos de 180 m de elevación cerca de La Cruz, y llega hasta menos de 3.5 km del Océano Pacífico. En la porción oriental de la Llanura de Los Guatusos, el Río Frío se rebalsa durante la época lluviosa para formar el Lago Caño Negro, un importante humedal y estacionalmente una de las más grandes extensiones naturales de agua dulce en Costa Rica.

Los ríos que cruzan las llanuras de San Carlos y Sarapiquí corren directamente hacia el Río San Juan. La Llanura de San Carlos está dominada por el Río San Carlos, que recibe las aguas de sus muchos tributarios, como los ríos Arenal (desagüe del Lago Arenal), Peñas Blancas, San Lorenzo y Aguas Zarcas. Por este sistema de ríos, se dirigen hacia el Mar Caribe las aguas de todo el lado oriental de la Cordillera de Tilarán y también las del extremo sur de la Cordillera de Guanacaste y las del punto occidental de la Cordillera Central.

La Llanura de Sarapiquí se puede definir como la región por donde pasa el río del mismo nombre y sus tributarios importantes, los ríos Toro, Puerto Viejo y Sucio. En su

de Tigre (708 m), near Térraba; Cerro Bola (ca. 145 m), near Ciudad Neily; and along the Río Lori, on the Caribbean slope of the Cordillera de Talamanca (Tournon & Alvarado, 1997). Cocos Island is also of volcanic origin.

The Caribbean slope

Three major river systems (and numerous secondary ones) drain Costa Rica's Caribbean slope. These are, from north to south: the Río San Juan, along the border with Nicaragua; the Río Reventazón (known upstream as the Río Grande de Orosi), in the central part of the country; and the Río Sixaola (known upstream as the Río Telire), which debouches into the sea at the Panamanian border. The Río San Juan is the largest of these, and has the most extensive drainage basin, including the eastern slopes of the Cordilleras de Guanacaste and Tilarán and most of the Cordillera Central. The broad plains of the lower Río San Juan basin in Costa Rica are divided into three inconsistently delimited regions: the Llanura de Los Guatusos, the Llanura de San Carlos, and the Llanura de Sarapiquí (many systems, including the *Manual*, omit the last of these, combining it with the Llanura de San Carlos, de Tortuguero, or de Santa Clara).

The Llanura de Los Guatusos may be generously defined as the region crossed by those tributaries draining the Cordillera de Guanacaste and flowing northward into Lake Nicaragua or the Río San Juan (which empties the lake). The area so defined extends from the Río Sapoá, in extreme northwestern Costa Rica, eastward to the Río Pocosol. The Río Sapoá actually originates on the western slopes of Volcán Orosí, the northernmost peak in the Guanacaste chain. Here, the Continental Divide descends, ultimately to less than 180 m elevation near La Cruz, where it approaches to within less than 3.5 km of the Pacific Ocean. In the eastern portion of the Llanura de Los Guatusos, the Río Frío overflows during the rainy season to form Lago Caño Negro, an important wetland and (seasonally) one of the largest natural bodies of fresh water in Costa Rica.

The rivers crossing the Llanura de San Carlos and the Llanura de Sarapiquí flow directly into the Río San Juan. The Llanura de San Carlos is dominated by the Río San Carlos, collecting the waters of its many tributaries, e.g., the Río Arenal (emptying Lake Arenal), Río Peñas Blancas, Río San Lorenzo, and Río Aguas Zarcas. This system drains the entire eastern slope of the Cordillera de Tilarán, as well as the southern extreme of the Cordillera de Guanacaste and the western end of the Cordillera Central.

The Llanura de Sarapiquí may be defined as that region traversed by the river of the same name, with its important tributaries, viz., the Río Toro, Río Puerto Viejo, and Río Sucio. Most of the waters falling on the northern slopes of the Cordillera Central flow to the sea via this route. However, some from the western end spill into Río San Carlos, as mentioned above, and some from the eastern half of the range are shunted into the Río Chirripó (see below), which empties into the Río Colorado (a lower effluent of the Río San Juan). The Río Chirripó is a hybrid, a joint effluent of the Río Sucio and the Río Toro

mayor parte, las aguas que caen en el lado caribeño de la Cordillera Central pasan por esta ruta. Sin embargo, como se indicó antes, parte de las aguas del punto occidental pasan al Río San Carlos, y parte de las de la mitad oriental de esta cordillera va al Río Chirripó (ver más adelante), el cual desemboca en el Río Colorado (que llega al Río San Juan, ya cerca al mar). El Río Chirripó es un híbrido, producto de una rama del Río Sucio y una del Río Toro Amarillo, los cuales envían el resto de sus aguas a los ríos Sarapiquí y Tortuguero, respectivamente. Aquí cabe decir que, para confundir las cosas, tres ríos mayores de Costa Rica comparten el mismo nombre: Río Chirripó. Dos de ellos bajan por lados opuestos del Cerro Chirripó, el más alto del país, en la Cordillera de Talamanca, y se denominan Río Chirripó Atlántico y Río Chirripó Pacífico (conocido río abajo como Río General y aún más abajo como Río Grande de Térraba). El tercero, sin ninguna conección fluvial al cerro del mismo nombre, se encuentra en la Llanura de Tortuguero (ver el párrafo siguiente) y simplemente se llama Río Chirripó.

Cañón del Río Sarapiquí por Vara Blanca (2003)

La parte de la llanura costeña del Caribe que está situada entre las cuencas de los ríos Sucio y Reventazón se conoce como Llanura de Tortuguero. Los ríos importantes que pasan por esta región son el Chirripó, el Suerte y el Tortuguero, los cuales reciben aguas de la mitad oriental de la Cordillera Central (mediante los ríos Sucio y Toro Amarillo). La Llanura de Santa Clara, que llega casi hasta Puerto Limón, está cruzada por el Río Reventazón (conocido más arriba como Río Grande de Orosi) y sus tributarios, incluyendo los ríos Jiménez y Parismina, además del Pacuare, Barbilla y Chirripó Atlántico. Estos dos últimos se juntan río abajo para formar el Río Matina. Colectivamente, los ríos de la Llanura de Santa Clara llevan al mar las aguas provenientes del extremo oriental de la Cordillera Central, de la parte oriental del Valle Central (Cartago y vecindades) y de la mitad norte de la Cordillera de Talamanca.

Todas estas llanuras de la vertiente del Caribe, conocidas en conjunto como Cuenca de Limón, están "punteadas" por asociaciones de cerros y filas de hasta varios cientos de metros de altura. Algunos de estos (como el Cerro Tortuguero) representan estructuras volcánicas extintas. Al sur de Puerto Limón, la llanura costera es muy estrecha. Las aguas de la mitad sur de la Cordillera de Talamanca son llevadas por varios ríos, que incluyen el Banano, Estrella, Telire, Coén, Lari, Urén y Yorkín. Todos ellos, menos los dos primeros (que llegan directamente al mar), se juntan para formar el Río Sixaola, que entra al mar en la frontera con Panamá.

Amarillo, which send the rest of their waters into the Río Sarapiquí and the Río Tortuguero, respectively. Here, it should be pointed out that, confusingly, three major Costa Rican rivers bear the name "Río Chirripó." Two of these drain opposite slopes of Cerro Chirripó, the highest mountain in the country, in the Cordillera de Talamanca. These are here termed (in this chapter and throughout the *Manual*) the Río Chirripó Atlántico and the Río Chirripó Pacífico (known downstream as the Río General and, further yet, as the Río Grande de Térraba). The third Río Chirripó, with no fluvial connection to the cerro of the same name, is located in the Llanura de Tortuguero (see below) and is not further qualified.

That portion of the Caribbean coastal plain lying between the basins of the Río Sucio and the Río Reventazón is known as the Llanura de Tortuguero. The important rivers traversing this sector are the Río Chirripó, Río Suerte, and Río Tortuguero, which receive (via the Ríos Sucio and Toro Amarillo) waters from the eastern half of the Cordillera Central. The so-called Llanura de Santa Clara, extending south to near Puerto Limón, is crossed by the Río Reventazón (known in its upper reaches as the Río Grande de Orosi) and its tributaries, including the Río Jiménez and Río Parismina, as well as the Río Pacuare, Río Barbilla, and Río Chirripó Atlántico. The two last-mentioned rivers merge downstream to form the Río Matina. Collectively, the rivers of the Llanura de Santa Clara drain the eastern end of the Cordillera Central, the eastern portion of the Central Valley (Cartago and vicinity), and the northern half of the Cordillera de Talamanca.

All of the Caribbean coastal plains mentioned above, known collectively as the Limón Basin, are dotted with isolated to clustered hills and ridges up to several hundred meters in height. Some of these (e.g., Cerro Tortuguero) represent extinct volcanic structures. South from Puerto Limón, the coastal plain is very narrow. The southern half of the Cordillera de Talamanca is drained by several rivers, including the Río Banano, Río Estrella, Río Telire, Río Coén, Río Lari, Río Urén, and Río Yorkín. Except for the first two (which flow directly to the sea), all of these merge to form the Río Sixaola, which enters the sea at the Panamanian border.

The Pacific slope

Costa Rica's Pacific slope lacks the broad coastal plains characteristic of the Caribbean slope. The Río Tempisque basin, at the northern end of the country in Guanacaste Province, is the most extensive lowland region on the Pacific side. The Río Tempisque empties into the head of the Gulf of Nicoya, collecting the waters of its many tributaries, including the Río Ahogados, Río Liberia, Río Tenorio, and Río Corobicí (the last two of which merge downstream to form the Río Bebedero). This system drains the northern end of the Nicoya Peninsula, most of the west slope of the Cordillera de Guanacaste (including the Meseta Volcánica de Santa Rosa), and the northern end of the Cordillera de Tilarán. Scattered throughout the Río Tempisque basin are wetland habitats (marshes and lagoons) of seasonal importance.

La vertiente del Pacífico

La vertiente del Pacífico de Costa Rica carece de las llanuras anchas que caracterizan a la vertiente del Caribe. La cuenca del Río Tempisque, en el sector norte del país en la Provincia de Guanacaste, es la región de tierras bajas más extensa del lado Pacífico. El Río Tempisque desemboca en la parte interna del Golfo de Nicoya, habiendo recibido las aguas de sus numerosos tributarios, entre ellos los ríos Ahogados, Liberia, Tenorio y Corobicí (estos dos últimos se juntan río abajo para formar el Río Bebedero). Por este sistema bajan las aguas del punto norte de la Península de Nicoya, la mayoría de las de la vertiente occidental de la Cordillera de Guanacaste (inclusive la Meseta Volcánica de Santa Rosa) y las del punto norte de la Cordillera de Tilarán. Diseminados en la cuenca del Río Tempisque se encuentran varios humedales estacionales.

En la región del Pacífico Central, varios ríos salen desde la parte occidental del Valle Central y las vertientes sureñas de la Cordillera Central. Los más importantes (de norte a sur) son los ríos Barranca, Jesús María y Grande de Tárcoles. Algunos tributarios bien conocidos del Grande de Tárcoles cruzan las partes del Valle Central más densamente pobladas, así como los ríos Virilla, Torres, Tiribí (antes Tilirí o Tiliri) y Ocloro. Vale la pena mencionar que hoy en día el Río Tiribí se considera un tributario del Virilla, mientras que en la época (o por lo menos en las mentes) de Pittier y Tonduz era al revés. El Río Parrita (o Pirrís) llega al mar cerca del pueblo del mismo nombre, un poco al sur del Río Grande de Tárcoles. Junto con su tributario principal, el Río Grande de Candelaria, el Parrita recibe las aguas del punto norte de la Cordillera de Talamanca, una tarea compartida con algunos otros ríos mayores, incluidos el Naranjo y el Savegre, más al sur.

La cuenca más importante en el sur de la vertiente del Pacífico es la del Río Grande de Térraba, conocido río arriba como Río General y aún más arriba como Río Chirripó Pacífico. Todas sus aguas entran el mar al oeste de Palmar Norte. Con sus tributarios (que incluyen los ríos Ceibo, Coto Brus y Cotón), pasando por los valles de General y Coto Brus, este sistema drena las aguas de la mayoría de la vertiente occidental de la Cordillera de Talamanca (incluida la Fila Costeña). Cerca de la frontera con Panamá, un sistema mucho más pequeño centrado en el Río Coto Colorado (con sus tributarios que incluyen los ríos Colorado, Corredor y Conte) lleva algunas aguas de la Fila Costeña sur y los cerros en la base de la Península de Burica a caer en el lado este del Golfo Dulce.

La principal estructura hidrológica de la Península de Osa es la pantanosa Laguna de Corcovado, un humedal importante y una de las más grandes extensiones de agua dulce en Costa Rica, igual que el Lago Caño Negro al norte del país. Bastante más pequeña, la Laguna (o Lago) Sierpe, en los pantanos al norte del Golfo Dulce, fue inmortalizada por las recolecciones y los escritos de Pittier.

En la vertiente del Pacífico son relativamente comunes las lagunas estacionales de diversos tamaños, especialmente en la región de Guanacaste y en las sabanas y otros ambientes secos al sur. Algunos de estos sitios son de particular interés histórico en

In the Central Pacific region, several rivers flow from the western portion of the Central Valley and the southern slopes of the Cordillera Central. The most important of these are (from north to south) the Río Barranca, Río Jesús María, and Río Grande de Tárcoles. Several well-known tributaries of the last-mentioned river cross the most heavily populated parts of the Central Valley, viz., the Río Virilla, Río Torres, Río Tiribí (formerly Tilirí or Tiliri), and Río Ocloro. It is worth noting that the Río Tiribí is today considered an affluent of the Río Virilla; however, the reverse was true in the time (or at least in the minds) of Pittier and Tonduz. The Río Parrita (or Río Pirrís) enters the sea near the town of the same name, somewhat to the south of the Río Grande de Tárcoles. Together with its major tributary, the Río Grande de Candelaria, it drains the northern end of the Cordillera de Talamanca, a task shared by several other major rivers including the more southerly Ríos Naranjo and Savegre.

The most important river system in the southern Pacific region of Costa Rica is that of the Río Grande de Térraba, known upstream as the Río General and (still further) the Río Chirripó Pacífico, which enters the sea west of Palmar Norte. With its tributaries (including the Río Ceibo, Río Coto Brus, and Río Cotón), this system drains the western slope of most of the Cordillera de Talamanca (including the Fila Costeña), by way of the General and Coto Brus Valleys. Near the Panamanian border, a much smaller system centering on the Río Coto Colorado (with its tributaries, including the Río Colorado, Río Corredor, and Río Conte) empties into the eastern side of Golfo Dulce, carrying some waters from the southern Fila Costeña and the hills at the foot of the Burica Peninsula.

The major hydrological feature of the Osa Peninsula is the extensive, marshy Corcovado Lagoon, an important wetland and, along with Lago Caño Negro, one of the largest bodies of freshwater in Costa Rica. The rather smaller Sierpe Lagoon, in swamplands to the north of Golfo Dulce, was immortalized by Pittier in both collections and prose.

Río Grande de Térraba (2000)

Seasonal or vernal lagoons of various sizes are relatively frequent on the Pacific slope, especially in the Guanacaste region and in savanna and other xeric habitats southward. Some such sites are of considerable historical significance to Costa Rican floristics, such as the lagoons near Buenos Aires, in the General Valley, and at Cañas Gordas, on the Panamanian border.

cuanto al estudio de la flora del país, así como las lagunas cerca de Buenos Aires en el Valle de General y por Cañas Gordas en la frontera con Panamá.

Para mayor información sobre la geografía de Costa Rica, con mapas y cuadros, ver la excelente revisión en Gómez P. (1986). También vale la pena leer los resúmenes de Dodge (1933) y Standley (1937b).

Geología

La geología de Costa Rica es demasiado compleja como para incluir aquí un panorama global de la misma. Por lo tanto, el enfoque del resumen que se presenta a continuación estará en las formaciones expuestas y otras características de influencia obvia o potencial sobre la flora. Para información mucho más detallada, incluyendo un análisis de la historia tectónica, que es especialmente compleja, ver Weyl (1980), Castillo-Muñoz (1983), Gómez P. (1986), Ludington et al. (1987) y Tournon & Alvarado (1997).

Como se describió en la sección anterior, la Centroamérica ístmica se formó a partir de sedimentos marinos del Cretácico superior y el Terciario y de materia volcánica del Terciario, encima de rocas jurásicas y cretácicas de la corteza oceánica, con vulcanismo y sedimentación subsecuente (del Cuaternario). En la región no existen formaciones más viejas que el Jurásico inferior y hay pocas, si existen algunas, rocas metamórficas cristalinas (Weyl, 1980; Tournon & Alvarado, 1997).

Rocas mesozoicas y paleógenas

En Costa Rica se conocen rocas mesozoicas principalmente a lo largo de la costa pacífica. El llamado basamento cretácico, una asociación de rocas alcalinas ígneas (basálticas) y sedimentarias que se conoce como el Complejo de Nicoya, está expuesto en este país a lo largo de la costa pacífica en el norte, principalmente en las penínsulas de Santa Elena y Nicoya. Rocas basálticas similares a las del Complejo de Nicoya (y antes consideradas como parte del mismo) se encuentran hacia el sur en la misma costa: en la Península de Herradura, Cerro Turrubares y alrededores; en Quepos; y en los alrededores de la región del Golfo Dulce (incluso las penínsulas de Osa y Burica e Isla Violín). Hoy día se sabe que estas formaciones son más recientes (del Cretácico superior y del Paleógeno) que el Complejo de Nicoya. Basaltos de la edad del Paleógeno también se conocen de la vertiente caribeña de la Cordillera de Talamanca (Tournon & Alvarado, 1997).

La manifestación más conspicua de plutonismo de la edad del Cretácico en Costa Rica es la Península de Santa Elena. Esta unidad es en gran parte un macizo de peridotita serpentinizada (Azema & Tournon, 1980; Tournon, 1994), de origen mantélico, descrito por Weyl (1980: 143) como "más o menos un cuerpo ajeno en la estructura de Costa Rica". El reciente descubrimiento de rocas del mismo material y de edad, textura y química mineral similares a las de la Península de Santa Elena, a lo largo del Río San

For much more information on Costa Rican geography, including many maps and charts, see the superb review in Gómez P. (1986). The overviews of Dodge (1933) and Standley (1937b) are also worth reading.

Geology

Costa Rica is exceedingly complex geologically, and a comprehensive account is beyond the scope of this volume. The following review focuses on exposed formations, and other features of obvious or potential influence on the flora. See Weyl (1980), Castillo-Muñoz (1983), Gómez P. (1986), Ludington et al. (1987), and Tournon & Alvarado (1997) for much more detailed accounts of Costa Rica's geology, as well as analyses of its particularly complicated tectonic history.

As described in the previous section, Isthmian Central America was built up of upper Cretaceous and Tertiary marine sediments and Tertiary volcanics, overlying Jurassic and Cretaceous rocks of the oceanic crust, with subsequent (Quaternary) vulcanism and sedimentation. There are no exposed formations older than lower Jurassic in the region, and few if any metamorphic crystalline rocks (Weyl, 1980; Tournon & Alvarado, 1997).

Mesozoic and Paleogene rocks

Mesozoic rocks are known in Costa Rica principally along the Pacific Coast. The so-called Cretaceous basement, an association of alkaline igneous (basaltic) and sedimentary rocks termed the Nicoya Complex, is exposed in Costa Rica along the northern Pacific coast, chiefly on the Santa Elena and Nicoya Peninsulas. Basaltic rocks similar to those of the Nicoya Complex (and formerly considered part of it) occur southward on the Pacific coast: on the Herradura Peninsula, Cerro Turrubares, and vicinity; at Quepos; and all about the Golfo Dulce region (including the Osa and Burica Peninsulas and Isla Violín). These formations are now known to be more recent (uppermost Cretaceous and Paleogene) than the Nicoya Complex. Basalts of Paleogene age are also known from the Caribbean slope of the Cordillera de Talamanca (Tournon & Alvarado, 1997).

The most conspicuous Cretaceous-age manifestation of plutonism in Costa Rica is the Santa Elena Peninsula. This unit is, for the most part, a massif of serpentinized peridotite (Azema & Tournon, 1980; Tournon, 1994), derived from the upper mantle and described by Weyl (1980: 143) as "something of a foreign body in the structure of Costa Rica." That this body may extend to the Caribbean slope, 150 km eastward, is suggested by the recent discovery of peridotite-serpentinite rocks similar in age, texture, and mineral chemistry to those of the Santa Elena Peninsula on both the Nicaraguan and Costa Rican sides of the Río San Juan (see Tournon et al., 1995). In addition to their obvious

Península de Santa Elena, cuenca baja del Río Potrero Grande (2000)

Juan en Nicaragua y Costa Rica, sugiere la extensión de ese mismo cuerpo hacia la vertiente del Caribe, unos 150 km al este (ver Tournon et al., 1995). Además de su obvio significado geológico, todos estos materiales ultramáficos y serpentinizados tienen gran importancia florística y ecológica (ver p. ej., Whittaker, 1954; Kruckeberg, 1984).

Otras rocas plutónicas de la edad del Cretácico al Paleógeno, principalmente gabro y diorita, se encuentran intrusivas en el Complejo de Nicoya (incluyendo la Península de Santa Elena) y en todas las otras formaciones al sur que tienen una composición similar (ver Castillo-Muñoz, 1983; Tournon & Alvarado, 1997). Intrusivos paleógenos también se encuentran escasamente en otras localidades (Tournon & Alvarado, 1997).

Las rocas oceánicas expuestas más viejas de Costa Rica (y posiblemente de toda Centroamérica), que salen del lado sur de la Península de Santa Elena frente a la Isla Pelada, son sedimentarias. Estas están compuestas de radiolaritas de origen oceánico que se remontan desde el Jurásico inferior (Lias medio a Dogger inferior; ver De Wever et al., 1985; Tournon, 1994). Rocas sedimentarias de la edad del Jurásico medio al Cretácico superior, principalmente radiolaritas, se encuentran en otras partes de la Península de Santa Elena, y además en la Península de Nicoya. Piedras calizas, conglomerados y piedras areniscas también están escasamente representadas en el Complejo de Nicoya cretácico. Estratos sedimentarios del Cretácico superior, que se encuentran sobre el Complejo de Nicoya, están expuestos en la cuenca del Río Sapoá, en la Península de Santa Elena y en la Península de Nicoya. Rocas sedimentarias del Cretácico superior y del Paleógeno también se encuentran hacia el sur, junto con roca basáltica, en formaciones previamente atribuidas al Complejo de Nicoya (Quepos, Golfito, las penínsulas de Osa y Burica). Estas rocas también incluyen radiolaritas, piedra arenisca, conglomerados y piedra caliza. Piedra caliza, de interés particular para la botánica, aflora en formaciones del Cretácico superior al Paleógeno a lo largo de la costa pací-

geological significance, all of these ultramafic serpentinized materials are of considerable ecological and floristic import (see, e.g., Whittaker, 1954; Kruckeberg, 1984).

Other plutonic rocks of Cretaceous to Paleogene age, mainly gabbro, diabase, and diorite, intrude the Nicoya Complex (including the Santa Elena Peninsula) and all of the more southerly formations of similar composition (see Castillo-Muñoz, 1983; Tournon & Alvarado, 1997). Paleogene intrusives occur sparingly in other localities as well (Tournon & Alvarado, 1997).

The oldest exposed oceanic rocks in Costa Rica (and perhaps all of Central America), which crop out on the south side of the Santa Elena Peninsula opposite Isla Pelada, are sedimentary. These comprise radiolarites, oceanic in origin, dating from the lower Jurassic (middle Lias to lower Dogger; see De Wever et al., 1985, and Tournon, 1994). Sedimentary rocks of middle Jurassic to upper Cretaceous age, mostly radiolaritic, occur elsewhere on the Santa Elena Peninsula, as well as on the Nicoya Peninsula. Limestones, conglomerates, and sandstones are also sparingly represented in the Cretaceous Nicoya Complex. Sedimentary strata of upper Cretaceous age, overlying the Nicoya Complex, are exposed in the Río Sapoá basin, on the Santa Elena Peninsula, and on the Nicoya Peninsula. Upper Cretaceous and Paleogene sedimentary rocks also occur southward, along with basaltic rock, in formations formerly attributed to the Nicoya Complex (Quepos, Golfito, the Osa and Burica Peninsulas). These rocks also include radiolarites, sandstone, conglomerates, and limestone. Limestone, of particular interest to floristics, crops out in upper Cretaceous to Paleogene formations along the entire Pacific coast: Punta Descartes, the southern tip of the Nicoya Peninsula (Punta Cueva), Tárcoles, Cerro Caraigres (south and west flanks), Punta Judas, near Parrita, in the Fila Costeña (Fila de Cal, etc.), near Golfito, and on the Burica Peninsula. The so-called Sapoá strata, at Peñas Blancas on the Nicaraguan border, comprise massive limestone blocks to 30 m in thickness (Weyl, 1980). On the Caribbean slope, limestones of similar age are exposed near Turrialba (Las Ánimas formation) and along the Río Pacuare. Sandstones probably of Paleogene age crop out along the Río San Juan, and on the Caribbean slope of the Cordillera de Talamanca.

Irrespective of the absolute age of the rocks, apparently the longest continually exposed terrain in all of Central America is Costa Rica's Santa Elena Peninsula, which has remained above sea level (initially as an oceanic island) for about 85 million years (Janzen, 1988, 1998).

Neogene rocks

Rocks of Neogene age, both sedimentary and volcanic, account for the majority of exposed formations in Costa Rica (and also presumably underlie regions of Quaternary vulcanism and alluvial deposits, discussed later). The Cordillera de Talamanca (including the Fila Costeña) is largely composed of sedimentary, volcanic, and plutonic rocks of Neogene age. The Cordillera de Tilarán, viewed by geologists as merely a

fica: Punta Descartes, el punto sur de la Península de Nicoya (Punta Cueva), Tárcoles, Cerro Caraigres (fachadas sur y oeste), Punta Judas, cerca de Parrita, en la Fila Costeña (Fila de Cal, etc.), cerca de Golfito y la Península de Burica. El así llamado estrato Sapoá, en Peñas Blancas en la frontera con Nicaragua, se compone de bloques masivos de piedra caliza de hasta 30 m de grosor (Weyl, 1980). En la vertiente del Caribe, piedras calizas de edad similar están expuestas cerca de Turrialba (formación Las Ánimas) y por el Río Pacuare. Piedras calizas probablemente de la edad del Paleógeno afloran a lo largo del Río San Juan, y en la vertiente caribeña de la Cordillera de Talamanca.

Sin considerar la edad absoluta de las piedras, aparentemente el terreno continuamente expuesto durante más tiempo en toda Centroamérica es la Península de Santa Elena en Costa Rica, la cual se ha mantenido por encima del nivel del mar (al principio como una isla oceánica) por aproximadamente 85 millones de años (Janzen, 1988, 1998).

Rocas neógenas

Las rocas del Neógeno, tanto las sedimentarias como las volcánicas, constituyen la mayoría de las formaciones expuestas en Costa Rica, y se supone que también subyacen en las regiones de vulcanismo y depósitos aluviales cuaternarios (presentadas más adelante). La Cordillera de Talamanca (incluyendo la Fila Costeña) se compone principalmente de rocas sedimentarias, volcánicas y plutónicas de la edad del Neógeno. La Cordillera de Tilarán, considerada por los geólogos simplemente como una extensión al noroeste de la Cordillera de Talamanca (Weyl, 1980), está compuesta por rocas volcánicas y plutónicas neógenas.

Las rocas volcánicas neógenas, por lo general andesitas y basálticas, son principalmente alcalinas (formación Aguacate), pero también pueden ser acídicas, como en la parte norte de la Cordillera de Tilarán (formación Monteverde). Las rocas volcánicas neógenas predominan en la Cordillera de Tilarán (incluso en los Montes del Aguacate) y a lo largo de la cuenca del Río San Carlos, desde el Lago Arenal en el oeste hasta el Río San Juan y el Cerro Negro en el este (Tournon & Alvarado, 1997). En el centro de la cuenca del Río San Carlos, estas rocas están cubiertas por suelos de laterita; sin embargo, hacia el norte y el este están expuestas como cerros de hasta más de 300 m de elevación (cerros Chaparrón, Sardinal y Los Arrepentidos, Cerro Negro, etc.). Las rocas volcánicas neógenas también están expuestas en la región de Guanacaste (Meseta Volcánica de Santa Rosa), en el margen sur del Valle Central y en la Cordillera de Talamanca (incluso en la Fila Costeña), p. ej., en los valles de los ríos Grande de Candelaria, Reventazón, Pacuare, Chirripó, Xikiari, Cerere, Telire, Lori y Grande de Térraba, en el Cerro Doán, el Alto Velo de Novia (cerca de Tapantí), el Alto Mano de Tigre (cerca de Térraba) y el Cerro Bola (cerca de Ciudad Neily). Y, en fin, la Isla del Coco también está construida de roca volcánica de la edad del Neógeno (finales del Plioceno).

Algunas rocas de la formación Aguacate posiblemente se remontan al Paleógeno (Tournon & Alvarado, 1997).

northwestern extension of the Cordillera de Talamanca (Weyl, 1980), comprises Neogene volcanic and plutonic rocks.

Neogene volcanic rocks, generally andesitic and basaltic, are mainly alkaline in Costa Rica (Aguacate formation), but may also be acidic, as in the northern portion of the Cordillera de Tilarán (Monteverde formation). Neogene volcanics are dominant in the Cordillera de Tilarán (including the Montes del Aguacate), and throughout the Río San Carlos basin, from Lake Arenal in the west to the Río San Juan and Cerro Negro in the east (Tournon & Alvarado, 1997). In the central part of the San Carlos basin, these rocks are covered by lateritic soil; however, they are exposed toward the north and east as hills to over 300 m elevation (Cerros Chaparrón, Cerros Sardinal, Cerros Los Arrepentidos, Cerro Negro, etc.). Neogene volcanics are also exposed in the Guanacaste region (Meseta Volcánica de Santa Rosa), at the southern edge of the Central Valley, and in the Cordillera de Talamanca (including the Fila Costeña): e.g., in the valleys of the Ríos Grande de Candelaria, Reventazón, Pacuare, Chirripó, Xikiari, Cerere, Telire, Lori, and Grande de Térraba, and on Cerro Doán and Alto Velo de Novia (near Tapantí), Alto Mano de Tigre (near Térraba), and Cerro Bola (near Ciudad Neily). Finally, Cocos Island is built of volcanic rock of Neogene (late Pliocene) age.

Cerros Chaparrón (1998)

Some rocks in the Aguacate formation may date from the Paleogene (Tournon & Alvarado, 1997).

Despite the widespread occurrence of Neogene volcanics in Costa Rica, only three structures of Neogene age have been identified (tentatively) as extinct volcanoes (Weyl, 1980): Cerros Mondongo, Pelón, and Tinajita, closely adjacent promontories in the Montes del Aguacate, between San Ramón and San Mateo. However, several Neogene domes or minor eruptive foci are known, as at the west base of Volcán Rincón de La

A pesar de la abundancia de volcánicas neógenas en Costa Rica, solamente tres estructuras de la edad del Neógeno se han identificado (tentativamente) como volcanes extintos (Weyl, 1980); ellas son los cerros Mondongo, Pelón y Tinajita, picos cercanos en los Montes del Aguacate, entre San Ramón y San Mateo. Sin embargo, se conocen varios domos neógenos o focos eruptivos menores, p. ej., a la base oeste del Volcán Rincón de La Vieja (cerros Atravesado, Cañas Dulces, Fortuna, Góngora, San Roque, etc.), cerca de Miramar (Cerro San Miguel) y a lo largo del Río Lori, en la vertiente caribeña de la Cordillera de Talamanca.

En Costa Rica, las rocas plutónicas del Neógeno son principalmente gabros, granitos y granodioritas, por lo general de composición acídica. Estas se encuentran a lo largo del Río San Carlos, en la Cordillera de Tilarán (formación Guacimal), en los Cerros de Escazú, a lo largo de la cresta de la Cordillera de Talamanca (incluso el Cerro Chirripó, el pico más alto), y en la Fila Costeña. Para más información, ver Weyl (1980), Castillo-Muñoz (1983) y Tournon & Alvarado (1997).

Los estratos sedimentarios de origen neógeno incluyen piedra caliza, piedra arenisca, conglomerado, limonita y esquisto, a menudo mezclados en varias combinaciones. La piedra caliza se encuentra en formaciones esparcidas de carácter neógeno, más notablemente en los cerros donde empieza el Golfo de Nicoya (formación Barra Honda), cerca de Venado de San Carlos (formación Venado) y en Patarrá y cerca de Aserrí (piedra caliza San Miguel), a lo largo del límite sur del Valle Central. Se desconoce la edad exacta de la formación Barra Honda, aunque posiblemente sea del Paleógeno. Los promontorios coralinos, a causa de arrecifes del Pleistoceno o aún más antiguos (formación Limón), son característicos de la costa del Caribe desde Puerto Limón hacia el sur. La piedra arenisca neógena está expuesta en la Cuenca de Limón, la Península de Nicoya (lado oeste y punto sur), la Isla San Lucas, al sur de Puntarenas (Punta Carballo), cerca de Tárcoles, los Cerros de Escazú, el Alto Tablazo, el Cerro Caraigres (fachada norte), Punta Judas, la Fila Costeña, la Cordillera de Talamanca (incluyendo el Cerro Chirripó) y la Península de Osa, entre otros lugares. Para un desglose mucho más completo de los estratos neógenos en Costa Rica, ver especialmente Castillo-Muñoz (1983) y Tournon & Alvarado (1997).

Rocas cuaternarias

Todos los picos y conos volcánicos en Costa Rica son básicamente de la edad Cuaternaria (excepto en los Montes del Aguacate; ver antes). Los conos y cerros volcánicos al noreste de la llanura del Caribe (Cerro Tortuguero, Lomas de Sierpe, Cerro Coronel) también están compuestos de rocas cuaternarias, así como algunos conos menores en la base de la Cordillera Central cerca de Aguas Zarcas (Loma Juan Murillo, Loma Morera, etc.).

En Costa Rica, las rocas volcánicas cuaternarias pueden ser andesitas, basálticas, dacíticas o riolíticas en su composición. Las rocas de este tipo no sólo son los componentes de volcanes y conos, sino que también cubren grandes áreas aledañas de relieve

Vieja (Cerros Atravesado, Cañas Dulces, Fortuna, Góngora, San Roque, etc.), near Miramar (Cerro San Miguel), and along the Río Lori, on the Caribbean slope of the Cordillera de Talamanca.

Neogene plutonic rocks in Costa Rica are mainly gabbros, granites, and granodiorites, mostly acidic in composition. These occur along the Río San Carlos, in the Cordillera de Tilarán (Guacimal formation), in the Cerros de Escazú, along the crest of the Cordillera de Talamanca (including Cerro Chirripó, the highest peak), and in the Fila Costeña. See Weyl (1980), Castillo-Muñoz (1983), and Tournon & Alvarado (1997) for more information.

Costa Rican sedimentary strata of Neogene origin include limestone, sandstone, conglomerate, siltstone, and shale, often intermixed in various combinations. Limestone is represented in ostensibly Neogene formations of scattered occurrence, most notably in hills at the head of the Gulf of Nicoya (Barra Honda formation), near Venado de San Carlos (Venado formation) and at Patarrá and near Aserrí (San Miguel limestone), along the south edge of the Central Valley. The exact age of the Barra Honda formation is unknown (it may well be Paleogene). Coral headlands, from exposed reefs extending into the Pleistocene or beyond (Limón formation), are a feature of the Caribbean coast south from the vicinity of Puerto Limón. Neogene sandstone is exposed in the Limón Basin, on the Nicoya Peninsula (west side and south tip), on Isla San Lucas, south of Puntarenas (Punta Carballo), near Tárcoles, in the Cerros de Escazú, on Alto Tablazo and Cerro Caraigres (north flank), on Punta Judas, in the Fila Costeña and Cordillera de Talamanca (including Cerro Chirripó), and on the Osa Peninsula, among other places. See especially Castillo-Muñoz (1983) and Tournon & Alvarado (1997) for a much more exhaustive account of Neogene strata in Costa Rica.

Quaternary rocks

Virtually all volcanic cones and peaks in Costa Rica are of Quaternary age (except in the Montes del Aguacate; see above). Volcanic cones and hills on the northeastern Caribbean coastal plain (Cerro Tortuguero, Lomas de Sierpe, Cerro Coronel) are also composed of Quaternary rock, as are some minor cones at the base of the Cordillera Central near Aguas Zarcas (Loma Juan Murillo, Loma Morera, etc.).

Quaternary volcanic rock in Costa Rica may be andesitic, basaltic, dacitic, or rhyolitic in composition. Rocks of this category not only compose the Costa Rican volcanoes and cones themselves, but also cover large adjacent areas of lower relief, mainly in the form of old lava flows, mudflows, and ash, sand, and gravel deposits from nearby volcanoes. Important Quaternary "volcanic fields" occur in the vicinity of Orotina and San Mateo (Tivives, Punta Loros, Peñón de Bajamar, Río Surubres, Río Jesús María, Río Grande de Tárcoles, Hacienda Vieja, etc.), and at the base of the Cordillera Central on both versants of the Central Valley, downslope to near Hacienda Vieja on the Pacific side and to Turrialba on the Caribbean.

más bajo, principalmente formaciones antiguas de lava, barro deslizante, ceniza, arena y depósitos de cascajo de volcanes cercanos. Algunos "campos volcánicos" cuaternarios importantes se encuentran en las cercanías de Orotina y San Mateo (Tivives, Punta Loros, Peñón de Bajamar, Río Surubres, Río Jesús María, Río Grande de Tárcoles, Hacienda Vieja, etc.) y en la base de la Cordillera Central en las dos vertientes del Valle Central, hacia abajo hasta cerca de Hacienda Vieja en el lado del Pacífico y hasta Turrialba por el lado del Caribe.

Lava, tufa y depósitos de pumita, fumarolas, lagos en cráteres y otros artefactos de vulcanismo cuaternario llegan fácilmente a albergar conjuntos de flora poco común, incluso especies endémicas, como *Axonopus volcanicus* (Poaceae) en el Volcán Rincón de La Vieja.

Rocas sedimentarias de la edad del Cuaternario (Pleistoceno), a menudo derivadas de flujos de barro o sedimentos de ríos y lagos, se encuentran en varios sitios: en las llanuras del norte caribeño (Río San Juan), cerca de Liberia, Esparza, Palmares y Turrúcares y en la cuenca superior del Río Reventazón (incluido el valle de Cartago). En algunos de estos estratos se destacan las diatomitas en la piedra. En el Valle de General existen terrazas extensivas pleistocenas derivadas principalmente de la Cordillera de Talamanca, ricas en aluminio mineral, y por ende de posible interés florístico. En varias localidades afloran los depósitos de travertino cuaternario, especialmente en el Río Chiquito (entre los volcanes Miravalles y Tenorio) y en las cercanías del Cerro Pelado (cerca de Cañas).

Los sedimentos aluviales y marinos más recientes (del Holoceno) cubren rocas más viejas en grandes zonas del país, incluyendo las llanuras del Caribe y a lo largo del Río San Juan (Cuenca de Limón), la región costera de Baja Talamanca, la cuenca del Río Tempisque y las cuencas inferiores de los ríos Barranca, Parrita, Grande de Térraba, Sierpe y Coto Colorado.

Los procesos geológicos siguen alterando el paisaje, creando ambientes nuevos. Varios volcanes (Rincón de La Vieja, Poás e Irazú) han hecho erupción durante los últi-

Volcán Poás (1981)

Lava flows, tuff and pumice deposits, fumaroles, crater lakes, and other artifacts of Quaternary vulcanism may harbor unusual florulas, and even endemic plant species, such as *Axonopus volcanicus* (Poaceae) on Volcán Rincón de La Vieja.

Sedimentary rocks of Quaternary (Pleistocene) age, often derived from mudflows or river or lake sediments, occur at various sites in Costa Rica: in the northern Caribbean lowlands (Río San Juan slope), near Liberia, near Esparza, in the vicinity of Palmares and Turrúcares, and in the upper Río Reventazón basin (including the Cartago valley). Some of these strata feature diatomites. In the General Valley, extensive, dissected Pleistocene terraces derived mainly from the Cordillera de Talamanca are rich in aluminum ore (and therefore of possible floristic interest). Quaternary travertine deposits crop out in various localities, especially at Río Chiquito (between Volcán Miravalles and Volcán Tenorio) and in the vicinity of Cerro Pelado (near Cañas).

More recent (Holocene) alluvial and marine sediments cover older rocks in extensive portions of the country, including the Caribbean plains and along the Río San Juan (Limón Basin), the Talamanca coastal region, the Río Tempisque basin, and the lower basins of the Ríos Barranca, Parrita, Grande de Térraba, Sierpe, and Coto Colorado.

Geological processes continue to alter the Costa Rican landscape (and create new habitat) right up to the present day. Several Costa Rican volcanoes (Rincón de La Vieja, Poás, and Irazú) have erupted during the past half century, showering ash and dust over the adjacent terrain. Since reawakening in 1968, Volcán Arenal has emitted not only ash and dust, but also sizeable blocks of rock and new lava flows. Rivers continue to erode and deposit, and change their courses during heavy rains. Earthquakes may also play an important role. For example, the large earthquake of 22 April 1991, centered near Limón, exposed some 35,000 m^2 of living coral reefs (Tournon & Alvarado, 1997), augmenting the area of calciferous rock available for eventual colonization by adapted plant species.

Soils

A map depicting the distribution of various soil types in Costa Rica is reproduced in both Vásquez M. (1983) and Gómez P. (1986). The latter source also presents a detailed classification and descriptions of soils occurring in Costa Rica, with a lengthy and interesting discourse on the factors affecting soil formation in the tropics, from which most of the following is abstracted.

The taxonomy of soil types is complicated and arcane, and the specifics are tangential to this account. See Sollins et al. (1994) for a cogent discussion of this topic. According to Gómez P. (1986), eight orders of soils and 55 principal associations are recorded from Costa Rica. However, soils tend to vary greatly over short distances in Costa Rica, and it is generally not possible to characterize large areas as dominated by a single type.

mos 50 años, dejando una lluvia de ceniza y polvo en los alrededores. Desde que se despertó en 1968, el Volcán Arenal ha lanzado no sólo ceniza y polvo sino también bloques bastante grandes de roca y lava nueva. Los ríos siguen erosionando y depositando material y con frecuencia cambian su curso durante los temporales. Los terremotos también siguen jugando un papel importante. Por ejemplo, el gran terremoto del 22 abril de 1991, que tuvo su epicentro cerca de Limón, dejó expuestos unos 35,000 m^2 de arrecifes coralinos vivos (Tournon & Alvarado, 1997), aumentando así el área de roca caliza eventualmente disponible para que especies de plantas adaptadas a esas condiciones iniciaran la colonización.

Suelos

En Vásquez M. (1983) y Gómez P. (1986) se reproduce un mapa de la distribución de los diferentes tipos de suelo en Costa Rica. La segunda fuente también contiene una clasificación detallada y descripciones de los suelos, con un largo e interesante discurso sobre los factores que afectan la formación de los suelos en el trópico; de esta obra se ha extraído la mayoría de lo que sigue.

La taxonomía de los tipos de suelos es complicada y oscura, pero, de todos modos, los detalles son tangenciales para la presente discusión; ver Sollins et al. (1994) para una presentación lúcida de este asunto. Según Gómez P. (1986), para Costa Rica se registran ocho órdenes de suelos y 55 asociaciones principales. Sin embargo, los suelos tienden a variar muchísimo a través de distancias cortas en el país, y por lo general no es posible caracterizar áreas grandes como dominadas por un solo tipo.

La estructura, la composición y la fertilidad del suelo están determinadas por varios factores, entre ellos el clima, el relieve, la materia prima (tanto inorgánica como orgánica), los organismos (como lombrices de tierra, hormigas, termitas, micorrizas o la cobertura vegetal) y el tiempo (Gómez P., 1986). Una alta precipitación (lluvia) resulta en mucho aluvión, y por ende en suelos más fértiles, pero también filtra el sílice y las bases solubles (como calcio, magnesio, potasio, etc.) produciendo suelos ácidos. Este es el caso, p. ej., en el Valle de General. Por otro lado, las sales se acumulan bajo condiciones de temperatura alta y sequía estacional, como en la región de Guanacaste, caracterizada por suelos más o menos neutrales. Los suelos tienden a ser poco profundos en pendientes fuertes (como en la mayoría de la Isla del Coco), pero profundos en las llanuras.

El variado mosaico que forman los tipos de suelo en Costa Rica se debe en parte a su compleja geología. El carácter de la materia prima afecta tanto la textura como la composición de los suelos que de ella se derivan. Así sucede, por ejemplo, con los suelos de laterita, identificados con las tierras bajas del trópico, que típicamente se componen de arcillas rojizas y porosas con alto contenido de óxidos de aluminio y hierro. Estos suelos se forman mediante el proceso de "laterización" (desintegración de la roca

Soil structure, composition, and fertility are determined by numerous factors, including climate, relief, parent material (both inorganic and organic), organisms (e.g., earthworms, ants, termites, mycorrhizae, or plant cover), and time (Gómez P., 1986). High rainfall results in much alluvium, hence more fertile soils, but also leaches out silica and soluble bases (calcium, magnesium, potassium, etc.), causing acidic soils. This is the situation, for example, in the General Valley. On the other hand, salts accumulate under conditions of high temperature and seasonal aridity, as in the Guanacaste region, characterized by more or less neutral soils. Soils tend to be thin on steep slopes (as most of Cocos Island), but deep on flats or plains.

Costa Rica's complex geology is partly responsible for its varied mosaic of soil types. The nature of the parent material affects both the texture and composition of derived soils as, for example, with lateritic soils, identified with the lowland tropics, which typically comprise reddish, porous clays high in oxides of aluminum and iron. These soils develop through a process called laterization, which involves disintegration of the underlying rock through percolation of water over time. Lateritic soils gradually become poorer in silica and bases, and consequently more acidic. Laterization takes place under conditions of good drainage, in moist or wet climates with moderate to high temperatures (Gómez P., 1986), and also where peridotite is present (Kruckeberg, 1984: 18). In Costa Rica, lateritic soils are most frequent at elevations below 800 m, where temperatures are highest, as in the San Carlos region, on the Santa Elena Peninsula, and in the General Valley.

Termitaria have been shown to improve soil fertility in Amazonian Brazil, comprising "rich nutrient patches that contrast significantly with the highly weathered soils of the region" (Salick et al., 1983: 1). Abandoned termitaria provide important microhabitats for the establishment of tree seedlings. Locally elevated concentrations of mineral nutrients have also been documented beneath refuse dumps of leaf-cutter ants on Barro Colorado Island, Panama (Haines, 1975). Epiphytic "histosols," derived mainly from host-tree and epiphyte litter, have been discussed by Lesica & Antibus (1991) and Clark et al. (2000: 27). These occur on tree stems and branches in cloud-forest habitats. Epiphytic soils are exploited not only by epiphytes, but also apparently by some trees and even lianas (e.g., Marcgraviaceae) that exhibit adventitious "canopy roots" (see Merz, 1991). "Carton" nests of arboreal ants provide substrate for some epiphytes, e.g., species of *Codonanthe* (Gesneriaceae) and *Peperomia* (Piperaceae), resulting in so-called "ant gardens" (see, e.g., Longino, 1986); some epiphytes appear to have evolved special adaptations for this association.

It seems scarcely necessary to belabor the close relationship between soil and vegetation types. A conspicuous example is the restriction of particular plant taxa to beach sands: e.g., *Canavalia rosea* and *Tephrosia cinerea* (Fabaceae), *Ipomoea pes-caprae* (Convolvulaceae), *Jouvea* spp. and *Uniola pittieri* (Poaceae), *Physalis minuta* (Solanaceae), and *Sesuvium portulacastrum* (Aizoaceae). Limestone and serpentine soils, both present in Costa Rica (see previous section), are also known to support distinctive plant

subyacente por percolación del agua a través del tiempo). Los suelos de laterita gradualmente llegan a ser pobres en sílice y bases y por lo tanto más ácidos. La laterización se presenta bajo condiciones de buen drenaje, en climas húmedos o muy húmedos con temperaturas medias a altas (Gómez P., 1986), y también en áreas de peridotita (Kruckeberg, 1984: 18). En Costa Rica, los suelos de laterita son más comunes en elevaciones por debajo de los 800 m, donde las temperaturas son más altas, como la región de San Carlos, la Península de Santa Elena y el Valle de General.

Se ha demostrado que los termiteros mejoran la fertilidad de los suelos en el Brasil amazónico, por ser "parches ricos en nutrientes que contrastan significativamente con los suelos de la región, muy desgastados por el tiempo" (Salick et al., 1983: 1). Los termiteros abandonados son importantes semilleros naturales de árboles. Las concentraciones de nutrientes minerales, localmente altas, también se han documentado bajo los desechos depositados por las hormigas cortadoras de hojas en la Isla Barro Colorado en Panamá (Haines, 1975). Los "histosoles" epifíticos, derivados principalmente de la hojarasca del árbol huésped y sus epífitas, han sido discutidos por Lesica & Antibus (1991) y Clark et al. (2000: 27); estos se encuentran en los troncos y las ramas de árboles en ambientes de bosque nuboso. Los suelos epifíticos se aprovechan no sólo por las epífitas, sino también aparentemente por algunos árboles y hasta lianas (p. ej., Marcgraviaceae), los cuales demuestran "raíces del dosel" adventicias (ver Merz, 1991). Nidos de "cartón" de hormigas arbóreas ofrecen substrato para algunas epífitas, p. ej. especies de *Codonanthe* (Gesneriaceae) y *Peperomia* (Piperaceae), que resultan en las llamadas "huertas hormigueras" (véase p. ej. Longino, 1986). Al parecer, algunas epífitas tienen adaptaciones específicas a esta asociación.

La estrecha relación que existe entre el suelo y los tipos de vegetación es obvia y bien conocida. Un ejemplo evidente es el de ciertas plantas restringidas a las arenas de las playas, tales como *Canavalia rosea* y *Tephrosia cinerea* (Fabaceae), *Ipomoea pes-caprae* (Convolvulaceae), *Jouvea* spp. y *Uniola pittieri* (Poaceae), *Physalis minuta* (Solanaceae) y *Sesuvium portulacastrum* (Aizoaceae). Los suelos calizos y los suelos con serpentina, ambos presentes en Costa Rica (ver la sección previa), también se destacan por sus comunidades particulares de plantas. Gómez P. (1986) anotó *Agave* (Agavaceae), *Dioscorea* (Dioscoreaceae) y los géneros de helechos *Anemia* (Schizaeaceae) y *Notholaena* (Pteridaceae) como "indicadores" de suelos calizos, y *Bursera* (Burseraceae) y *Melocactus* (Cactaceae) como indicadores de serpentina. Indicó, además, que los suelos ricos en aluminio se caracterizan (en elevaciones bajas) por la predominancia de Melastomataceae, Rubiaceae y varios helechos, o (en elevaciones más altas) de *Quercus* (Fagaceae) y *Comarostaphylis* (Ericaceae). Las sabanas con suelos ricos en hierro aparentemente estimulan el crecimiento de *Evolvulus* (Convolvulaceae) y Polygalaceae, y aquellas con suelos ricos en aluminio el de *Burmannia capitata* (Burmanniaceae).

Para información detallada de los suelos y caracterizaciones de la vegetación en 46 sitios distintos de Costa Rica, ver Holdridge et al. (1971).

Strand vegetation (*Ipomoea pes-caprae, Hippomane mancinella, Bromelia pinguin*)

communities. Gómez P. (1986) listed *Agave* (Agavaceae), *Dioscorea* (Dioscoreaceae), and the fern genera *Anemia* (Schizaeaceae) and *Notholaena* (Pteridaceae) as limestone "indicators" in Costa Rica, and *Bursera* (Burseraceae) and *Melocactus* (Cactaceae) as indicative of serpentine. He characterized aluminum-rich soils by the predominance (at low elevations) of Melastomataceae, Rubiaceae, and many ferns, or (at higher elevations) of *Quercus* (Fagaceae) and *Comarostaphylis* (Ericaceae). Savannas with iron-rich soil ostensibly support *Evolvulus* (Convolvulaceae) and Polygalaceae, those with aluminum-rich soil *Burmannia capitata* (Burmanniaceae).

See Holdridge et al. (1971) for detailed soil data on 46 sites scattered throughout Costa Rica, together with characterizations of vegetation.

Climate and weather

Climate is the sum of weather conditions for a particular region (Coen, 1983). Generally speaking, the weather in tropical regions is much less variable, at any given site, than at higher latitudes (Coen, 1983). For example, in Costa Rica, at ca. 10°N latitude, the average temperature of the warmest month does not exceed the average temperature of the coolest month by more than 5°C at a given site (Coen, 1983). However, because Costa Rica is a relatively narrow isthmus and topographically complex, it exhibits great climatic variation, often over short distances. As pointed out by Gómez P. (1986), one of the driest sites in the country (El Guarco) is just 18 km removed from one of the wettest sites (Tapantí), in Cartago Province.

Average maximum monthly temperatures at sea level in Costa Rica are ca. 32.6°C on the Pacific side and ca. 29.9°C on the cloudier Caribbean side (Coen, 1983). Ac-

Clima y tiempo

El clima es la suma de las condiciones del tiempo para una región particular (Coen, 1983). Generalmente, el tiempo en regiones tropicales es mucho menos variable, en un mismo sitio, que en las latitudes más altas (Coen, 1983). Por ejemplo, en Costa Rica, en la latitud 10° N, la temperatura promedio del mes más caliente no supera en más de 5°C la del mes más frío en cualquier sitio dado (Coen, 1983). Sin embargo, como es un istmo estrecho y tiene una topografía compleja, el país sí presenta una gran variación climática, a menudo dentro de distancias cortas. Como destaca Gómez P. (1986), uno de los sitios más secos (El Guarco) se ubica a sólo 18 km de uno de los más húmedos (Tapantí), en la Provincia de Cartago.

Las temperaturas promedio máximas mensuales a nivel del mar son de 32.6°C en el lado pacífico y 29.9°C en el lado más nublado del Caribe (Coen, 1983). Según Holdridge et al. (1971), temperaturas equivalentes ocurren aproximadamente a 330 m menos de elevación en la vertiente del Caribe con respecto a la del Pacífico. La temperatura promedio máxima mensual en el Cerro Chirripó (3819 m), el pico más alto del país, es ca. 7.2°C. En estas regiones altas, donde se han medido temperaturas tan bajas como -11°C (Gómez P., 1986), es frecuente la escarcha pero no hay hielo permanente (Coen, 1983). En todo el país los meses más fríos son de noviembre a enero, mientras que los más calientes son de febrero a abril o mayo. Es común que en Costa Rica se sientan los frentes fríos de invierno que penetran por el sur en los Estados Unidos. En estos casos, el aire seco y frío proveniente del norte pasa por el Golfo de México, recogiendo humedad que luego es depositada en las montañas de Centroamérica (Coen, 1983). Este proceso da como resultado los llamados temporales (períodos de lluvia más o menos continuos durante varios días) en la vertiente caribeña y vientos fuertes y persistentes del norte (papagayos) en la vertiente del Pacífico. Estos vientos, con un promedio de 10–30 km/hora con ráfagas de hasta 90 km/hora, se notan especialmente en la región de Guanacaste (p. ej., Cañas y Bagaces) durante enero y febrero (Coen, 1983).

Oficialmente, en Costa Rica se desconoce la nieve, a pesar de reportes de observaciones en los picos más altos de la Cordillera de Talamanca (Holdridge et al., 1971; Coen, 1983). Estos reportes probablemente correspondían a granizo, el cual sí se conoce ocasionalmente (y a veces se acumula), incluso en el Valle Central. La lluvia, en cambio, se conoce muy bien. En Costa Rica continental, como en toda Centroamérica, predominan dos regímenes distintos de precipitación. En la vertiente del Caribe, por lo general, llueve continuamente, especialmente desde abril hasta enero, con la parte más lluviosa entre noviembre y enero. Este pico está relacionado con frentes fríos provenientes del norte, como se explicó en el párrafo anterior. En la vertiente del Pacífico, la temporada lluviosa va desde abril o mayo hasta noviembre, con la parte más lluviosa en setiembre y octubre; durante el invierno del norte prácticamente no llueve (Coen, 1983). En las dos vertientes, en algún momento más o menos a mediados de la tempo-

cording to Holdridge et al. (1971), equivalent temperatures occur approximately 330 m lower in elevation on the Caribbean than on the Pacific slope. The average maximum monthly temperature on Cerro Chirripó (3819 m), the highest peak in the country, is ca. 7.2°C. At these high elevations, where temperatures as low as -11°C have been recorded (Gómez P., 1986), frost is frequent; however, there is no permanent ice (Coen, 1983). Throughout the country, the coolest months are November through January, while the warmest months are February through April or May. Commonly, winter cold fronts that penetrate far to the south in the United States are also experienced in Costa Rica. At such times, cold, dry air from the north may sweep across the Gulf of Mexico, picking up moisture that is deposited in the mountains of Central America (Coen, 1983). This process results in *temporales* (periods of more or less continuous rain typically lasting for several days) on the Caribbean slope, and strong, persistent northerly winds (*papagayos*) on the Pacific slope. These winds, averaging 10–30 km/hr with gusts to 90 km/hr, are especially pronounced in the Guanacaste region (as around Cañas and Bagaces) during January and February (Coen, 1983).

Snow is officially unknown in Costa Rica, notwithstanding apocryphal sightings on the highest peaks of the Cordillera de Talamanca (Holdridge et al., 1971; Coen, 1983). These sightings may well have involved hail, which does occasionally fall (and may accumulate) even in the Central Valley. Rainfall, on the other hand, is quite well known. Mainland Costa Rica, as all of Central America, has two distinctly different rainfall regimes. The Caribbean slope is, on the whole, more continuously rainy, especially from April through January, peaking from November through January. This peak is correlated with northern cold fronts, as discussed in the preceding paragraph. On the Pacific slope, the rainy season extends from April or May to November, peaking in September and October, with virtually no rain during the northern winter (Coen, 1983). On either slope, a brief, relatively dry period (*veranillo*) may occur at some point in the middle of the rainy season (July–September, depending on the site).

In both Caribbean and Pacific rainfall regimes, March and April are always the driest and hottest months in Costa Rica. But even during this period, the La Selva Biological Station (in the Caribbean lowlands) averages only ca. 12 consecutive days without significant (> 5 mm) rainfall annually, with a maximum of just 30 days (Sanford et al., 1994). Seasonality on the Caribbean coast intensifies somewhat southward, with annual rainfall of more than 5000 mm near Barra del Colorado along the Río San Juan, but just 2000–2500 mm in the Río Sixaola region (Herrera, 1985). On the contrary, the more extended Pacific dry season generally decreases in length southward. Total annual rainfall on the Santa Elena Peninsula is the lowest in the country (< 1500 mm), while annual rainfall on the Osa Peninsula compares favorably with that of many sites in the Caribbean lowlands (despite a more lengthy dry season).

The seasonal distribution of rainfall is perhaps more important for plants than the annual total (Gómez P., 1986). The more pronounced seasonality of the Costa Rican

rada lluviosa (julio a setiembre, dependiendo del sitio), suele haber un breve período relativamente seco (veranillo).

En ambos regímenes, marzo y abril siempre son los meses más calientes y más secos. Sin embargo, durante este período, la Estación Biológica La Selva (en las tierras bajas caribeñas) registra un promedio de apenas ca. 12 días consecutivos por año sin lluvia (> 5 mm), con un máximo de sólo 30 días (Sanford et al., 1994). La estacionalidad se intensifica un poco a lo largo de la costa caribeña hacia el sur, con una precipitación anual de más de 5000 mm cerca de Barra del Colorado por el Río San Juan, pero de sólo 2000–2500 mm en la región del Río Sixaola (Herrera, 1985). Por otro lado, la más larga estación seca del lado del Pacífico generalmente se acorta hacia el sur. La precipitación anual en la Península de Santa Elena es la más baja de todo el país (< 1500 mm), mientras que la de la Península de Osa es parecida a la de muchos sitios en las tierras bajas del Caribe (a pesar de su más larga temporada seca).

Para las plantas, posiblemente lo más importante sea la distribución estacional de la precipitación, y no la suma total anual en un determinado lugar (Gómez P., 1986). Aparentemente la más pronunciada estacionalidad de la vertiente del Pacífico es la razón de su menor diversidad en ciertos grupos de plantas, aún en áreas con alta precipitación anual. Las epífitas parecen ser las más afectadas, pero también grupos terrestres como ciertos helechos. Por ejemplo, se conocen más especies de Araceae de la Estación Biológica La Selva (con unos 4000 mm de precipitación anual, a 35–140 m elevación), que de toda la vertiente del Pacífico por debajo de 300 m de elevación (incluyendo la Península de Osa, también con unos 4000 mm de lluvia anual). Además, generalmente los helechos, aún los géneros terrestres como *Diplazium,* son bastante más diversos en la vertiente del Caribe.

Los temporales—intervalos de lluvia más o menos continua por hasta cuatro a seis días—se dan en las dos vertientes y en gran parte son la razón de los períodos más lluviosos de cada régimen. Según Coen (1983), menos de ca. 15 días de lluvia por año son los responsables de por lo menos el 70% de la precipitación anual en gran parte de Centroamérica. Los temporales caribeños son el resultado de frentes fríos del invierno del norte (como se indicó anteriormente). Los temporales del Pacífico son producidos por los vientos provenientes del oeste que se han cargado de humedad al pasar por el Océano Pacífico, principalmente en setiembre y octubre (Coen, 1983). Los aguaceros, acompañados de vientos fuertes e inundaciones, a veces resultan de los huracanes esporádicos, llegando a Costa Rica desde el Caribe. Sin embargo, a diferencia de algunos otros países de la región, Costa Rica ha sufrido muy pocos impactos directos de huracanes (sólo uno en más de 100 años).

La distribución local de lluvia se ve profundamente afectada por los factores topográficos, particularmente la altura y la orientación de las cordilleras. La precipitación máxima se encuentra en las filas y especialmente en los lados de barlovento, mientras que los lados de sotavento son relativamente secos (Coen, 1983). Este efecto de sombra de lluvia se puede ver dramáticamente, sobre distancias cortas, en algunas partes

Pacific slope is presumably responsible for the diminished diversity of certain groups of plants, even in areas with high annual rainfall. Especially affected are epiphytes, but also some terrestrial plants, as certain ferns. For example, more species of Araceae are recorded from the La Selva Biological Station (with ca. 4000 mm of rain annually, at 35–140 m elevation) than from the entire Pacific slope of Costa Rica below 300 m elevation (including the Osa Peninsula, also with ca. 4000 mm of annual rain). Also, ferns in general, even including terrestrial genera such as *Diplazium,* are markedly more diverse on the Costa Rican Caribbean slope.

Temporales, intervals of nearly continuous rain lasting for as long as four to six days, occur on both slopes, and are largely responsible for the peak rainfall periods of each regime. According to Coen (1983), less than ca. 15 rainy days per year usually account for at least 70% of the total annual rainfall in much of Central America. The Caribbean *temporales* result from northern winter cold fronts (as discussed previously). Pacific *temporales* occur when moisture-laden winds blow in from the west, off the Pacific Ocean, mostly in September and October (Coen, 1983). Torrential rainfall, along with high winds and flooding, may also be caused by sporadic hurricanes impacting Costa Rica from the Caribbean side. However, unlike some other countries in the region, Costa Rica has suffered very few direct hits by hurricanes (just one in more than 100 years).

The local distribution of rainfall within Costa Rica is profoundly affected by topographic factors, particularly the height and orientation of mountain ranges. Maximal rainfall occurs on ridges and (especially) windward slopes, while leeward slopes are relatively dry (Coen, 1983). This rain-shadow effect can be seen dramatically, over short distances, in some parts of Costa Rica. Fila Retinto, on the windward slope of the Pacific Fila Costeña above Palmar Norte, is very wet and supports a flora essentially identical to that of the Osa Peninsula; but scarcely 14 km due east, the area about Lagarto in the gorge of the Río Grande de Térraba, on the lee side of the Fila Costeña, is markedly drier, with a flora featuring many disjuncts from the Guanacaste region.

Rainfall on windward slopes in tropical regions tends to increase with elevation up to a certain altitude, then decrease. In the Costa Rican axial cordillera, the zone of maximal rainfall is ca. 1200–2000 m (Herrera, 1985). Stations in this zone on the Caribbean slopes of the Cordilleras Central and de Talamanca (especially the notoriously wet Tapantí region) may experience an annual average of 308–329 days with recorded rainfall, with maxima as high as 344–359 days. The average annual total at these sites may exceed 7700 mm, with a maximum for one year of over 9500 mm (Herrera, 1985). Exceptionally high rainfall (> 5000 mm per year) also occurs in the Pacific Fila Costeña, on the Pacific slope of the northern Cordillera de Talamanca (Río Naranjo basin) and the Caribbean slope of the Cordillera de Tilarán, in the volcanic hills at the far northeastern corner of the country (Cerro Coronel, etc.), and on Cocos Island.

The lowest rainfall levels in Costa Rica occur on the floors of valleys (Coen, 1983), especially the Central Valley (vicinity of Cartago), the Río Tempisque basin (vicinity

de Costa Rica. La Fila Retinto, en la vertiente de barlovento de la Fila Costeña cerca de Palmar Norte, es muy húmeda y alberga una flora esencialmente idéntica a la de la Península de Osa; sin embargo, apenas 14 km directamente al este, el área alrededor de Lagarto en el cañón del Río Grande de Térraba, en el lado de sotavento de la Fila Costeña, es notablemente más seca, con una flora que se destaca por sus elementos disyuntos de la región de Guanacaste.

En las vertientes de barlovento en las regiones tropicales, la precipitación tiende a aumentar con la elevación hasta cierto punto, y luego baja. En Costa Rica, la zona de precipitación máxima en el eje cordillerano principal está aproximadamente entre los 1200–2000 m (Herrera, 1985). Algunos puntos de esta zona en la vertiente caribeña de las cordilleras Central y de Talamanca (especialmente la muy húmeda región de Tapantí) registran fácilmente un promedio anual de 308–329 días con lluvia, con años con hasta 344–359 días de lluvia. La precipitación promedio anual en estos sitios puede superar los 7700 mm, registrándose una máxima de más de 9500 mm en un año (Herrera, 1985). Una precipitación excepcionalmente alta (> 5000 mm por año) también se registra en la Fila Costeña, en la vertiente pacífica del punto norte de la Cordillera de Talamanca (cuenca del Río Naranjo) y en la vertiente caribeña de la Cordillera de Tilarán, en los cerros volcánicos de la esquina noreste del país (Cerro Coronel, etc.), así como en la Isla del Coco.

En Costa Rica, los niveles más bajos de precipitación se encuentran en los pisos de los valles (Coen, 1983), especialmente el Valle Central (por Cartago), la cuenca del Río Tempisque (por Cañas y Bagaces) y el Golfo de Papagayo (Península de Santa Elena, Punta Gorda, etc.), todos los cuales registran menos de 1500 mm por año (Herrera, 1985).

En los ambientes de bosque nuboso en elevaciones medias, se agrega a la lluvia el agua de nubes y de neblina ("precipitación oculta") y la precipitación soplada ("horizontal"), ninguna de las cuales se mide con medidores normales de precipitación. Algunos lugares de la Reserva de Monteverde pueden permanecer con nubes hasta 20–25% del tiempo (Clark et al., 2000). La evidencia indica que el agua de nubes y de neblina contenida en los vientos pueden aumentar la precipitación anual (según medidores normales) tanto como 20–150% o más, especialmente en las vertientes de barlovento. Por ejemplo, en un sitio cerca de Monteverde, durante un año con 3191 mm de lluvia, se acumularon 886 mm (=28%) adicionales según un medidor especial para el agua de nubes (Clark et al., 2000); este sitio se ubica en una vertiente de sotavento. Los lugares con neblina pesada o lloviznas frecuentes se caracterizan por un alto grado de epifitismo, pero no está claro si esto se debe específicamente al agua de nubes o al exceso de agua (más de la necesaria) por casi todo el año (Holdridge et al., 1971). Ver Holdridge et al. (1971) y Clark et al. (2000) para más detalles sobre este asunto, aún poco comprendido.

La cantidad y la estacionalidad de la precipitación no son los únicos factores hidrológicos que afectan el tipo de vegetación. Sin duda, condiciones muy secas en una región de tierras bajas y calientes invariablemente resultan en una flora desértica. Sin

of Cañas and Bagaces), and the Gulf of Papagayo (Santa Elena Peninsula, Punta Gorda, etc.), all of which receive less than 1500 mm of annual rainfall (Herrera, 1985).

In middle elevation, cloud-forest habitats, rainfall is supplemented by cloud water and mist ("occult precipitation") and wind-driven ("horizontal") precipitation, neither of which is measured by standard rain gauges. Cloud immersion may approach 20–25% of the time at some sites in the Monteverde Reserve (Clark et al., 2000). Evidence suggests that wind-driven cloud water and mist may augment annual precipitation (as recorded using standard gauges) by as much as 20–150% or more, especially on windward slopes. For example, at a site near Monteverde, during a year in which 3191 mm of rainfall was registered by a standard gauge, an additional 886 mm (=28%) of wind-driven cloud water was collected with a special cloud-water gauge (Clark et al., 2000). This site was located on a leeward slope. Costa Rican stations with frequent or heavy fogs or mists are characterized by a high degree of epiphytism, but it is unclear whether this reflects a specific response to cloud-water accretions or a more general response to the nearly year-round surplus of precipitation over water need (Holdridge et al., 1971). See Holdridge et al. (1971) and Clark et al. (2000) for more detailed considerations of this still poorly understood topic.

Rainfall amount and seasonality are not the only hydrological factors that affect vegetation type. Of course, very dry conditions in a low, hot region will invariably result in a desert flora. However, the same level of rainfall at a higher, cooler elevation, hence with a lower rate of evapotranspiration, may support lusher vegetation. This concept is a key to understanding the Holdridge life-zone system (see chapter on Vegetation). The Monteverde Reserve does not receive notably high average annual precipitation (ca. 2500 mm at 1460 m elevation on the Pacific slope, adjusted for estimated cloud-water contribution); yet, it supports famously lush and rich vegetation, with an abundant and diverse epiphytic component, even relative to very wet, aseasonal lowland sites such as La Selva. The highest evapotranspiration rates in Costa Rica occur in the lowlands, especially in the northern Pacific regions. The average annual rates at Nicoya and Puntarenas exceed 1700 mm, peaking during March through May (Herrera, 1985). Puerto Limón, on the Caribbean coast, averages just over 1500 mm per year, with a peak in May. High montane locales account for the lowest evapotranspiration rates, with Villa Mills averaging less than 600 mm per year (lowest from November through February).

Relative humidity, closely linked to evapotranspiration and likewise related to temperature, precipitation, and windiness, has not been well documented in Costa Rica (Gómez P., 1986). Generally speaking, the highest values are found on the Caribbean slope, with high humidity year-round and an estimated annual average of 90%. During periods of cloud immersion, relative humidities of 95–100% are attained in cloud-forest habitats near the Continental Divide, as at Monteverde (Clark et al., 2000: 33, 34). At the other end of the spectrum, the average relative humidity during the dry season in the northern Pacific region is just 60% (Gómez P., 1986).

embargo, la misma cantidad de lluvia en una elevación más alta y fría, y por ende con una tasa más baja de evapotranspiración, puede mantener una vegetación más exuberante. Este concepto es una clave para entender el sistema Holdridge de zonas de vida (ver el capítulo de Vegetación). La Reserva de Monteverde no recibe tan alta precipitación anual (ca. 2500 mm a 1460 m de elevación en la vertiente del Pacífico, incluyendo un estimado por el aporte del agua de nubes); sin embargo, alberga una vegetación profusa y rica, con un componente de epífitas diversas y abundantes, aún en comparación con sitios muy húmedos de tierras bajas y poco estacionales como La Selva. Las tasas más altas de evapotranspiración se encuentran en las tierras bajas, especialmente en las regiones del Pacífico norte. El nivel promedio anual en Nicoya y Puntarenas es más de 1700 mm, con un pico entre marzo y mayo (Herrera, 1985). En Puerto Limón, en la costa caribeña, el promedio es un poco más de 1500 mm por año, con un pico en mayo. Los lugares de montano alto registran las tasas más bajas de evapotranspiración, con Villa Mills mostrando un promedio menor de 600 mm por año (siendo el más bajo de noviembre a febrero).

Reserva de Monteverde (1985)

La humedad relativa, estrechamente ligada a la evapotranspiración y también relacionada con la temperatura, la precipitación y los vientos, no se ha documentado mucho en Costa Rica (Gómez P., 1986). Por lo general, los valores más altos se encuentran en la vertiente caribeña, con una humedad alta todo el año y un promedio anual estimado en 90%. Durante períodos de inmersión en las nubes, la humedad relativa puede llegar a 95–100% en lugares de bosque nuboso cerca de la División Continental, como en Monteverde (Clark et al., 2000: 33, 34). En el otro extremo, la humedad promedio relativa durante la estación seca en la región del Pacífico norte es apenas 60% (Gómez P., 1986).

La cantidad de brillo solar disponible también es un factor importante para las plantas. Este factor está relacionado inversamente con la nubosidad y la precipitación. Así, el brillo solar es más intenso en climas y épocas secos; en Costa Rica los promedios diarios anuales más altos corresponden a la vertiente norte del Pacífico y los más bajos a sitios montanos y de la vertiente del Caribe. El Parque Nacional Santa Rosa recibe un promedio de 7.1 horas de sol por día (es más alto de diciembre a abril, con hasta 9.7 horas), mientras que el Parque Nacional Chirripó recibe un promedio de sólo 3.8 horas y el Parque Nacional Tortuguero 4.4 (Coen, 1983). Julio es el mes con menos sol en

Also of importance to plants is the amount of available sunshine. This parameter is correlated inversely with cloudiness and precipitation. Sunshine is therefore maximized in dry climates and seasons, with the highest annual daily averages for Costa Rica all from the northern Pacific slope, and the lowest from montane and Caribbean-slope sites. Santa Rosa National Park averages 7.1 hours of sunshine per day (peaking from December through April, with daily averages as high as 9.7 hours), while Chirripó National Park averages just 3.8, and Tortuguero National Park 4.4 (Coen, 1983). July is the least sunny month at both of the last two stations, with daily averages of 2.4 and 2.5 hours, respectively. Of course, the amount of solar radiation available for photosynthesis depends directly on hours of daylight, but not necessarily on hours of sunshine. Many other factors come into play, including time of day and year, elevation, slope, and atmospheric pollutants (Coen, 1983). Furthermore, solar radiation is transmitted through clouds to a certain extent (Gómez P., 1986).

Cocos Island is so far south (5°32′) that it is not subject to the same climatic regimes as mainland Costa Rica. The climate of the island features abundant cloudiness and elevated precipitation year-round. The annual average maximum temperature at sea level is 27.6°C. Average annual rainfall ranges from 5000 to 7000 mm, with the highest levels occurring near the summit of the highest point, Cerro Iglesias (634 m). The driest months are January through March (Herrera, 1985).

Climatic conditions in Costa Rica may be far from uniform even over very small areas. These so-called microclimatic phenomena are exceedingly varied, and largely beyond the scope of this account. A few examples should serve to make the point. During the dry season, a station in a Guanacaste riparian forest had soil temperatures 6.5°C cooler, air temperatures 5.5°C cooler, and relative humidity 20 percentage points higher than a station just 62 m away in a deciduous forest (Janzen, 1976). According to Janzen (1976), two stations in Costa Rica (of one forest type) would have to be separated by about 1000 m in elevation to display an equivalent difference in mean annual temperature. In evergreen forests, conditions in the canopy and along the edges are harsher (hotter and drier) than in the understory. To appreciate this, one has only to examine the adaptations of many canopy epiphytes (thickened leaves, pseudobulbs, etc.), or to contemplate the quick and sad fate of understory herbs and shrubs after the trees are removed. This last point also illustrates that alterations in the vegetation cover can have reciprocal effects on the local climate. These effects may be rather far-reaching, as suggested by a recent study demonstrating that deforestation in tropical lowlands may have serious negative impacts on adjacent cloud forests, forcing them upward (Lawton et al., 2001).

Climate and weather affect not only vegetation type and the distribution of plant species, but also the periodicity (phenology) of leaf-flushing, flowering, and fruiting. The most well-known pattern involves deciduous-forest trees that flower conspicuously and abundantly during the dry season, while leafless. However, dry-season flowering is by no means universal in Costa Rica. For example, species of Araceae and other

estos dos últimos sitios, con promedios diarios de 2.4 y 2.5 horas, respectivamente. Desde luego, la cantidad de radiación solar disponible para la fotosíntesis depende directamente de las horas del día, pero no necesariamente de las horas de brillo solar. Muchos otros factores juegan un papel importante, incluso el momento del día y del año, la elevación, la vertiente y los contaminantes atmosféricos (Coen, 1983). Hasta cierto punto, la radiación solar se transmite también a través de las nubes (Gómez P., 1986).

La Isla del Coco está ubicada tan al sur (5°32′), que no es parte del mismo régimen climático del territorio nacional continental. El clima de la isla se caracteriza por la nubosidad abundante y la alta precipitación todo el año. La temperatura promedio anual más alta al nivel del mar es 27.6°C . La precipitación promedio anual es de 5000–7000 mm, y los mayores niveles se han registrado en la cima del pico más alto, el Cerro Iglesias (634 m). Los meses más secos son de enero a marzo (Herrera, 1985).

Las condiciones climáticas en Costa Rica pueden cambiar de un lugar a otro, incluso entre distancias muy cortas. Estos llamados fenómenos microclimáticos son demasiado variados y no cabe profundizar en ellos aquí. Unos cuantos ejemplos sirven para nuestros propósitos. Durante la época seca, un lugar en un bosque ripario de Guanacaste registró temperaturas del suelo 6.5°C y del aire 5.5°C más bajas y una humedad relativa 20 puntos porcentuales más altos, que un lugar a sólo 62 m de distancia en un bosque deciduo (Janzen, 1976). Según Janzen (1976), en Costa Rica, dos lugares (de un sólo tipo de bosque) tendrían que estar separados por unos 1000 m de elevación para mostrar diferencias equivalentes en su temperatura promedio anual. En bosques no deciduos, las condiciones en el dosel y los márgenes son más fuertes (más calientes y secas) que en el sotobosque. Para apreciar esto, uno sólo tiene que examinar las adaptaciones de muchas epífitas del dosel (hojas coriáceas, pseudobulbos, etc.), o contemplar el destino efímero y triste de las hierbas y arbustos del sotobosque cuando se eliminan los árboles. Esta última consideración también demuestra cómo las alteraciones en la vegetación pueden tener efectos recíprocos en el clima local. Estos efectos pueden ser de gran alcance, como sugiere un estudio reciente, el cual mostró que la deforestación en las tierras bajas del trópico puede tener serios impactos negativos en el bosque nuboso contiguo, empujándolo hacia arriba (Lawton et al., 2001).

El clima y el tiempo afectan no sólo el tipo de vegetación y la distribución de las especies de plantas, sino también la periodicidad (fenología) del brote de hojas nuevas, la floración y la fructificación. El patrón más destacado es el de los árboles del bosque deciduo que florecen conspicua y abundantemente durante la época seca, mientras no tienen hojas. Sin embargo, la floración en la época seca de ninguna manera es universal. Por ejemplo, en la Estación Biológica La Selva, especies de la familia Araceae y otras polinizadas por abejones a menudo florecen durante los meses más lluviosos. Al mismo tiempo, los arbustos y árboles pequeños especializados en la colonización de claros nuevos en el bosque aparentemente empiezan a florecer en el momento en que alcanzan un cierto tamaño crítico, sin importar la época, y siguen floreciendo hasta que se vuelve a cerrar el claro y la sombra se los impide. Aparentemente, la floración en

families pollinated by dynastine scarab beetles at the La Selva Biological Station often flower during the rainier months. At the same site, shrubs and small trees specialized in colonizing new light gaps appear to begin flowering whenever they reach a certain critical size, regardless of season, and to continue flowering until they are shaded out. Flowering of many other species is apparently linked to day-length, rather than rainfall. For additional information on phenological patterns in Costa Rican plants, see especially Fournier O. & Salas (1966), Janzen (1967), Daubenmire (1972), Frankie et al. (1974), Opler (1980), Bullock (1981), Koptur et al. (1988), and Bawa et al. (2003).

See Holdridge et al. (1971), Coen (1983), and, especially, Gómez P. (1986) and Herrera (1985) for further information on the global factors responsible for Costa Rican climate and weather, classification and formal descriptions of Costa Rican climatic groups, local weather phenomena, and copious weather data for individual sites, including tables, graphs, and maps.

muchas especies depende de las horas de luz en el día y no de la precipitación. Para mayor información sobre patrones fenológicos en Costa Rica, ver especialmente Fournier O. & Salas (1966), Janzen (1967), Daubenmire (1972), Frankie et al. (1974), Opler (1980), Bullock (1981), Koptur et al. (1988) y Bawa et al. (2003).

Holdridge et al. (1971), Coen (1983) y principalmente Gómez P. (1986) y Herrera (1985) se pueden consultar para obtener más información con respecto a los factores globales responsables del clima y el tiempo en Costa Rica, la clasificación y la descripción formal de los grupos climáticos, los fenómenos locales del tiempo, y abundantes datos para sitios individuales, incluyendo cuadros, gráficos y mapas.

Vegetación/Vegetation

N. Zamora, B. E. Hammel & M. H. Grayum

Descripción

Costa Rica ha estado sometida a una larga trayectoria de exploración botánica desde hace 155 años. Hasta la fecha, hemos podido contabilizar más que 125 botánicos nacionales y extranjeros, si tomamos como punto de partida la llegada de Anders Oersted en 1846 (para más detalles ver el capítulo de Historia). Dado el gran aumento de colecciones botánicas alcanzado durante la época de Pittier, el conocimiento de nuevas especies se ha venido incrementando más lentamente, y en los últimos 80 años (entre 1908 y 1987) se han añadido en promedio ca. 30 especies por año a la flora del país.

Description

Costa Rica has been subject to a long history of botanical exploration over the last 155 years. From the arrival of Anders Oersted in 1846 to the present, we can account for more than 125 national and foreign botanists (for more details see the chapter on History). After the great increase during the period of Pittier, the discovery of new species has advanced more slowly and, in the subsequent 80 years (between 1908 and 1987), an average of approximately 30 new species per year were added to the flora of the country.

Es lógico que, entre más se estudie un área geográfica, la cantidad de especies nuevas tienda a disminuir. Sin embargo, el producto de los últimos 15 años de intensa actividad botánica en Costa Rica ha resultado en un promedio de 57 especies por año (tanto en especies nuevas como registros nuevos), lo cual indica que probablemente aún queda mucho por descubrir (ver Tabla 1 y Fig. 1).

Resultados similares se han encontrado también cuando se trabaja a una escala menor, como en una estación biológica (p. ej., para La Selva; ver Grayum & Churchill, 1987; Hammel, 1990) o en una región, como la Península de Osa (R. Aguilar, com. pers.). Aún en la Isla Barro Colorado en Panamá (Foster & Hubbell, 1990) y el Parque Nacional Palo Verde en Guanacaste (Chavarría et al., 2001), sitios pequeños cuya flora ha sido muy estudiada y documentada, se han añadido 25 y 10 registros nuevos, respectivamente, en 12 años. Todo esto indica que la flora de los bosques tropicales debe ser sometida a estudios de monitoreo de largo plazo y que cualquier intento por describir los diferentes tipos de vegetación de Costa Rica seguirá siendo preliminar durante muchos años.

Varios autores (cf. Wercklé, 1909; Standley, 1937b; Gómez P., 1986) han señalado previamente en detalle la estrecha relación fitogeográfica que existe entre la vegetación de Costa Rica y la de Suramérica, especialmente la parte noroeste de Colombia y la costa pacífica de Ecuador (ver Origen de la flora, más adelante). Incluso, el mismo Wercklé (1909: 5) calificó la flora de Costa Rica de "una avanzada de la flora Norte-ecuatorial en el continente del Norte". Este patrón de afinidad biótica también ha sido reconfirmado para otros grupos, como las briófitas (Bartram, 1928), aves (Stiles & Skutch, 1989) y mariposas (DeVries, 1987). Dada esa particularidad y riqueza de la flora, desde hace unos 155 años se despertó el interés de muchos científicos por describir los diferentes tipos de vegetación del país (ver Gómez P., 1986 y el capítulo de Historia para una cronología clara).

Desde hace más de 34 años, el mapa ecológico de Tosi (1969), basado en el concepto de zonas de vida de Holdridge (1967), se ha utilizado y aceptado ampliamente como modelo para la clasificación de los tipos de vegetación del país. Costa Rica contiene 12 de las 37 clases de zonas de vida del sistema Holdridge; sus descripciones y distribuciones se encuentran en Holdridge et al. (1971), Hartshorn (1983) y Hartshorn

Tabla 1. Especies conocidas de la flora costarricense a través del tiempo: espermatofitas.

Fuente	**Número de especies**
Alfaro, 1888	1218
Pittier, 1908	5000
Standley, 1938b	6085
Inicio del *Manual* (1987)	7388
Datos actuales (2002)	8249

Logically, as one continues to study any particular geographic area, the rate of discovery of new species will eventually tend to decrease. Nevertheless, the intensive exploration of Costa Rica over the last 15 years has uncovered an average of 57 species per year (new to science or to the country), surely indicating that many species are yet to be discovered (see Table 1 and Fig. 1).

Smaller-scale studies, such as at biological stations (e.g., for La Selva; see Grayum & Churchill, 1987; Hammel, 1990) or for regions such as the Osa Peninsula (R. Aguilar, pers. comm.), demonstrate somewhat similar results. Even at Barro Colorado Island in Panama (Foster & Hubbell, 1990) and Palo Verde National Park in Guanacaste (Chavarría et al., 2001), small sites whose flora has been well studied, 25 and 10 new records (respectively) have been added over the past 12 years. All this indicates that the flora of tropical forests should be studied and monitored on a long-term basis and that present attempts to describe the different vegetation types of Costa Rica are still preliminary.

Several authors (cf. Wercklé, 1909; Standley, 1937b; Gómez P., 1986) have previously documented in detail the close phytogeographical relation that exists between the vegetation of Costa Rica and that of South America, especially the northwestern part of Colombia and the Pacific coast of Ecuador (see Origin of the flora, below). Wercklé (1909: 5), in fact, described the flora of Costa Rica as "an outpost of the northern equatorial flora in the continent of the North." This pattern of biotic affinity has also has been confirmed for other groups, such as bryophytes (Bartram, 1928), birds (Stiles & Skutch, 1989), and butterflies (DeVries, 1987). Given the relationships and wealth of the flora, many scientists have tried to describe the different types of vegetation within the country during the past 155 years (see Gómez P., 1986, and the chapter on History for a clear chronology).

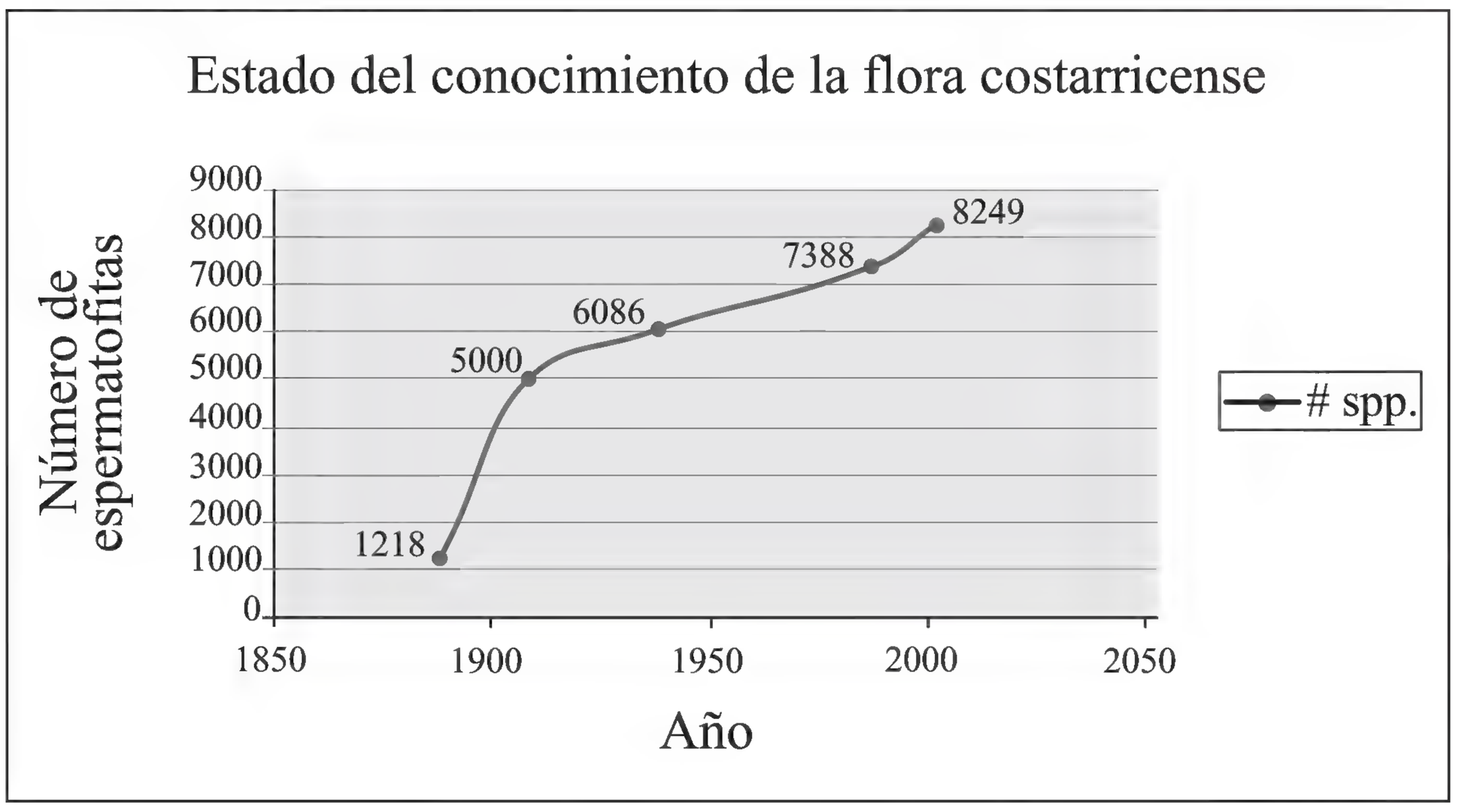


Fig. 1. State of knowledge of the Costa Rican Flora.

et al. (1982). Debido a que este *Manual* se basa en dicho sistema para citar los distintos hábitats (tipos de bosque), de aquí en adelante intentaremos dar una caracterización de los patrones de vegetación relacionados con el mismo. Sin embargo, en los tratamientos del *Manual,* y en parte aquí, usamos un sistema simplificado a solamente cinco zonas: *bosque seco, bosque húmedo, bosque muy húmedo, bosque pluvial* y *páramo.* También nos referiremos en algún momento al *Mapa de unidades bióticas de Costa Rica* de Herrera & Gómez P. (1993), como propuesta y nueva perspectiva de clasificación.

Como bien señaló Holdridge (1967), su sistema funciona con tres datos climáticos sencillos: biotemperatura anual promedio, precipitación anual promedio y evapotranspiración potencial promedio. Aplicados sobre un diagrama triangular que consiste de tres componentes—regiones latitudinales, pisos altitudinales y categorías de precipitación—esos tres datos climáticos definen 30 zonas de vida hexagonales. Los datos climáticos se basan en una progresión logarítmica y en un arreglo isogónico (Hartshorn, 1983).

El sistema Holdridge evita darle importancia al componente florístico, dado que una misma zona de vida en dos puntos distantes del planeta tendrá una composición diferente. Sin embargo, la amplia experiencia de campo demuestra claramente que los elementos florísticos (es decir, las especies) son herramientas útiles para inferir las características climáticas y topográficas de un determinado sitio. Este punto de vista se refiere en especial a aquellas especies que podríamos agrupar como indicadoras, ignorando algunas que por su posición ecológica dentro del bosque (p. ej., en el sotobosque) no son tan afectadas en su distribución y desarrollo por el clima externo de dicho hábitat.

En el campo, las categorías del sistema Holdridge presentan dificultades de definición y claridad. Al respecto, investigaciones realizadas a lo largo de un transecto altitudinal (100–2600 m) en la vertiente del Caribe demuestran, en forma cuantitativa, las diferencias entre las varias zonas de vida (Hartshorn & Peralta, 1988). Los autores encontraron que el cambio entre las zonas de vida bosque muy húmedo premontano y bosque muy húmedo montano bajo ocurre de manera gradual en una banda altitudinal de 300 m, mientras que los cambios en otras zonas de vida a lo largo del transecto fueron menos obvios, y los límites de transición no coincidieron con los originalmente propuestos por Tosi (1969). Además, demostraron que muchas especies de árboles ocurren en más de un tipo de bosque y en más de una zona de vida. Más tarde, Lieberman et al. (1996) reafirmaron algunas de estas conclusiones, indicando que la composición de las especies varía en forma continua con la elevación y por consiguiente no hubo evidencias de zonas florísticas discretas. Un análisis global de la flora de Ecuador concluyó lo mismo, mostrando además que una zona de elevación determinada comparte muchas especies con las zonas de elevación adyacentes, lo cual hace difícil detectar zonas discretas y cambios en la composición de especies (Jørgensen & León-Yánez, 1999). Además, Boyle (1996) ha demostrado que los cambios se dan tanto en un gradiente altitudinal como latitudinal.

For over 34 years Tosi's ecological map (1969), based on the life-zone concept of Holdridge (1967), has been widely accepted and used as a model for the classification of vegetation types of the country. Costa Rica harbors 12 of the 37 life-zone classes in the Holdridge system; their descriptions and distributions can be found in Holdridge et al. (1971), Hartshorn (1983), and Hartshorn et al. (1982). Since the *Manual* uses the Holdridge system to characterize the habitat (forest type) of each species, we here attempt to provide a characterization of the patterns of vegetation related to these forest types. However, in the *Manual* treatments, and to a certain extent here, we use a simplified system of only five zones: dry forest (*bosque seco*), moist forest (*bosque húmedo*), wet forest (*bosque muy húmedo*), rain forest (*bosque pluvial*), and paramo (*páramo*). Occasional reference is also made to the *Mapa de unidades bióticas de Costa Rica* (Herrera & Gómez P., 1993), a new and different perspective for classification.

As specified by Holdridge (1967), his system depends on three simple climatic measurements: average annual biotemperature, average annual precipitation, and average potential evapotranspiration. Applied on a triangular diagram that consists of three components—latitudinal regions, altitudinal levels, and precipitation categories—these three climatic data points define 30 hexagonal life zones. The climatic data are based on a logarithmic progression in an isogonic array (Hartshorn, 1983). Given that a particular life zone at two distant points on the planet will certainly have different species, the Holdridge system avoids giving importance to specific floristic components. Nevertheless, ample field experience demonstrates that plant species are good indicators of the climatic and topographic characteristics of a particular site and can therefore be useful as such, over the range of the species. In this regard, certain species (e.g., those within the understory) are less affected by the external climate and for that reason less valuable as indicator species.

In the field, clear delimitation of the Holdridge system categories is not always possible. For example, investigations along an altitudinal transect (100–2600 m) on the Caribbean slope showed quantitative differences among the various life zones (Hartshorn & Peralta, 1988). These authors found a gradual transition between premontane rain forest and montane rain forest within an altitudinal band of 300 m, whereas transitions between other life zones were less obvious, and their limits did not coincide with those originally proposed by Tosi (1969). They also demonstrated that many tree species occur in more than one kind of forest and more than one life zone. Later, Lieberman et al. (1996) reaffirmed some of those findings, indicating that species composition varies continuously with elevation and lacks evidence of discrete floristic zones. An overall analysis of the Ecuadorian flora came to much the same conclusion, and demonstrated that any particular elevational zone shares many species with adjacent zones, so that discrete elevational zones marked by differences in species composition are not apparent (Jørgensen & León-Yánez, 1999). In addition, Boyle (1996) has shown that these non-discrete gradients in species composition change over latitude as well as altitude.

Hemos comprobado en el campo que ciertas regiones tienen una flora diferente de la que se esperaba según su clasificación en el sistema de zonas de vida de Holdridge. Es probable que esto se deba a un conocimiento meteorológico incompleto de la época (Herrera, 1985), conocimiento que es la base fundamental para la aplicación del sistema. Asociado a lo anterior, un parámetro que el sistema no considera es la estacionalidad, lo cual tiene un efecto muy importante en la composición florística (B. Boyle, com. pers.). Esta consideración había sido previamente señalada por Herrera (1985), quien indicó que esto lleva a que una determinada zona de vida contenga características climáticas heterogéneas, por la diferencia en el número de meses secos en una misma zona de vida en puntos geográficos extremos cuya cobertura vegetal debe ajustarse a dicha estacionalidad. Además, Haber (2000a) mencionó que en la región de Monteverde la estacionalidad tiene un efecto importante en la variación de la vegetación en una zona de vida, dependiendo de la exposición del sitio a los vientos del norte. La estacionalidad debe ser estudiada con cuidado y en más detalle, pero el consenso es que sí tiene un efecto significativo sobre la diversidad de plantas.

Un análisis de la base de datos del INBio demuestra que tres de las cuatro áreas de conservación más diversas del país (véase el mapa en las guardas de atrás) se encuentran en la estacional vertiente pacífica (ver Tabla 2). Aún tomando en cuenta diferencias de tamaño e intensidad del inventario en dichas áreas, los resultados encontrados son un indicio de que la estacionalidad tiene su efecto sobre la riqueza de especies, dado que la vertiente pacífica tiene mayor diversidad climática que la muy húmeda y generalmente uniforme vertiente caribeña.

Un análisis de dichos especímenes según la banda de elevación (0–800 m) de la diversidad florística en ambas vertientes también refleja que la del Pacífico puede ser más diversa (ver la sección de Análisis al final de este capítulo), y si es así, probablemente será en buena medida por su heterogeneidad estacional (y por eso de tipos de

Tabla 2. Especímenes y especies por Área de Conservación (ver mapa en las guardas de atrás para entender las abreviaturas).

Área de conservación	Especímenes	Especies	Vertiente
ACIC	426	185	Pacífica
ACHN	2617	1428	Caribe
ACTO	4312	1478	Caribe
ACTE	5201	1532	Pacífica/Caribe
ACO	17772	2908	Pacífica
ACG	13207	3050	Pacífica/Caribe
ACA	17072	3460	Pacífica/Caribe
ACLAC	12073	3555	Caribe
ACLAP	16914	3773	Pacífica
ACCVC	13992	3989	Pacífica/Caribe
ACPC	14512	4082	Pacífica

Our field work has demonstrated that certain regions have floras that we would not have expected based on their classification in the Holdridge system. Very likely this is due to the scanty meteorological data available at the time (Herrera, 1985), such data being of fundamental importance to the application of the system. Likewise, seasonality, a parameter not considered by the Holdridge system, has a very important influence on floristic composition (B. Boyle, pers. comm.). This point had also been made by Herrera (1985), who indicated that any particular life zone will have heterogeneous climatic characteristics according to the number of dry months across its geographical extremes, thereby affecting the vegetational cover. Haber (2000a) also mentioned that, in the region of Monteverde, seasonality has an important influence within any particular life zone according to how the site is exposed to the prevailing northerly winds. More careful and detailed studies of the effects of seasonality are needed, but the consensus is that it has a significant effect on plant diversity.

An analysis of the specimen database at INBio demonstrates that three of the four most diverse conservation areas in the country (see map on back endpapers) lie on the seasonal Pacific slope (see Table 2, with abbreviations according to map). Even taking into consideration the differences in size and intensity of collecting in these areas, these results indicate that seasonality has an effect on species diversity, given that the Pacific slope has greater climatic diversity than the wet and relatively uniform Caribbean slope.

Another analysis of these same specimens according to elevation (0–800 m) also shows that floristic diversity may be higher on the Pacific slope than on the Caribbean (see the section Analysis at the end of this chapter). If true, it is probably due to the greater heterogeneity of seasonality (hence habitat types) of the Pacific slope, where the dry season varies from one or two to five or six months. Nevertheless, Haber (2000a) found that in the Monteverde region the Caribbean slope is significantly more diverse than the Pacific within the 700–1200 m elevational band. Obviously, when diversity is studied on such a relatively small scale (where habitat differences are minimized), the wetter (Caribbean) side will be found to be more diverse. Elevation also influences local climate; one could almost say that climate varies with elevation.

The following paragraphs will concentrate mostly on floristic descriptions of vegetation patterns (by way of dominant and/or indicator species) that follow from many years of field work. By relating these patterns to climatic data, we attempt to characterize (by species lists) what we call botanical or floristic regions (see map on front endpapers) and to discuss how these are related to the Holdridge life zones mapped by Tosi (1969) or the "biotic units" of Herrera & Gómez P. (1993). On the other hand, we agree with Dressler (1993), who said that any attempt to map and characterize vegetation types will be frustrating, if not erroneous, especially in the tropics.

Floristic components are increasingly used to characterize the diversity and biogeographic relations among forests of the world, because these are the elements that best reflect the results of biotic and abiotic interactions at any particular site. Our field work suggests that species listed in the following pages can also serve as indicators,

hábitat) que oscila entre regiones con cinco o seis meses secos hasta uno o dos meses secos. Sin embargo, Haber (2000a) encontró que en la región de Monteverde, la vertiente caribeña es significativamente más diversa que la pacífica en la misma banda de elevación (700–1200 m). Obviamente, cuando se estudia la diversidad a una escala relativamente pequeña (donde las diferencias de hábitat se minimizan), la vertiente más húmeda (del Caribe) resultará más diversa. La elevación es un factor que también tiene un efecto notable sobre el clima; cualquiera podría decir que el clima varía con la elevación.

El enfoque que a continuación expondremos será más bien florístico-descriptivo de patrones de vegetación, como resultado de un intenso y extenso estudio de campo. Trataremos de ligar esto con datos climáticos y de caracterizar (con listas de especies) lo que consideramos regiones geográfico-florísticas (ver mapa en las guardas de adelante) y cómo éstas se relacionan con las zonas de vida definidas por Holdridge y "mapeadas" por Tosi (1969) o con las "unidades bióticas" de Herrera & Gómez P. (1993). Sin embargo, como bien indicó Dressler (1993), cualquier intento por "mapear" y caracterizar en detalle tipos de vegetación será frustrante, si no equivocado, especialmente en el trópico.

Los elementos florísticos se usan cada vez más para caracterizar mejor la diversidad y las relaciones biogeográficas entre los bosques del mundo, porque son esos elementos los que verdaderamente reflejan el efecto de las interrelaciones entre los factores bióticos y abióticos prevalecientes en un determinado sitio. En las descripciones de las regiones y subregiones florísticas, utilizaremos un conjunto de especies que según nuestro trabajo de campo funcionan como indicadoras y cuya presencia en una determinada localidad permite hacer predicciones sobre su diversidad. Se asume que la región donde dichos elementos son más comunes es la fuente de su dispersión hacia otras regiones. Las mismas regiones florísticas concuerdan básicamente con las grandes regiones geográficas (como vertientes, cordilleras, llanuras y valles) citadas en los mapas del país (ver capítulo sobre El ambiente físico). Estas regiones son una propuesta, cuya delimitación (generalmente por elevación y por ríos) vale la pena refinar a través de más estudios de campo. Al presentarlas, empezamos con las cuatro cordilleras principales, las cuales, igual que las otras áreas, presentamos en el orden que siguen de noroeste a sureste. Luego seguimos con la vertiente del Caribe, que subdividimos en la zona más al norte y la propiamente costera, mencionando en cada una sus respectivas llanuras. Finalmente, seguimos con la vertiente del Pacífico, la cual subdividimos en llanuras, valles y serranías.

Antes de comentar dichas regiones, vale la pena mencionar tres tipos de hábitat—los manglares, las playas y las islas—que se salen del marco geográfico de las descripciones que siguen a continuación. Los manglares forman un paisaje muy particular y bastante homogéneo en cualquier lugar donde se encuentren. Se estima que los manglares cubren un área de 41,592 ha en Costa Rica y tienden a ser más diversos conforme aumenta la precipitación, por lo cual los del sur del país son florísticamente más ricos (Jiménez, 1994). A todo lo largo de la costa pacífica, los manglares son bastante

their occurrence at a particular site being more or less predictive of the diversity of the area. It is assumed that the region where such indicators are most common is the source of their dispersal to other regions. The botanical or floristic regions we propose correspond closely to the major geographic features (such as slopes, mountain ranges, plains, and valleys) indicated on topographic maps; their boundaries, determined generally by elevation and rivers, could certainly be refined by more field work (see also the chapter on The physical environment). We first discuss the four major mountain ranges ("cordilleras") presented, as for the other areas, from northwest to southeast. Subsequently, we consider the regions of the Caribbean slope, subdivided into a northernmost zone and then a specifically coastal zone, mentioning for each its respective plains. Finally, we discuss the Pacific slope, dividing it into plains, valleys, and minor ranges.

Before beginning with the characterization of these regions, we should first mention three types of habitat—mangroves, beaches, and islands—that fall outside or transcend the geographic boundaries of said regions. Mangroves comprise a unique and quite homogeneous landscape wherever they are found. It is estimated that mangroves cover an area of 41,592 ha in Costa Rica and that they tend to increase in diversity with increased precipitation, so that those in the south of the country are the richest floristically (Jiménez, 1994). Mangroves are quite common all along the Pacific slope, where the core or nuclear vegetation is made up of conspicuous species such as the following[1]: *Avicennia bicolor, A. germinans, Conocarpus erectus, Laguncularia racemosa, Pelliciera rhizophorae, Mora oleifera, Muellera frutescens, Rhizophora mangle, R. racemosa,* and *Tabebuia palustris.* These species are widely distributed among mangroves, although a few, like *Pelliciera rhizophorae* and *Tabebuia palustris,* reach their northern limit at Playa Potrero Grande (Santa Elena Peninsula); *Avicennia bicolor* occurs only in the mangroves of Guanacaste, and *Mora oleifera* only in those to the southeast. Important examples of mangroves are found at Puerto Soley, Playa Potrero Grande, Tamarindo, the Gulf of Nicoya, Damas-Palo Seco, Sierpe-Térraba, Rincón de Osa, Puerto Jiménez, Golfito, and Coto Colorado. On the Caribbean side, mangroves are found princi-

Mangrove, Playa Langosta near Tamarindo (2003)

[1] See Appendix for family affiliations and authority names for all italicized scientific names mentioned in this chapter, and elsewhere in this volume.

comunes y están compuestos por una vegetación llamada nuclear, cuyas especies más notables son las siguientes[1]: *Avicennia bicolor, A. germinans*, *Conocarpus erectus, Laguncularia racemosa, Pelliciera rhizophorae, Mora oleifera, Muellera frutescens, Rhizophora mangle, R. racemosa* y *Tabebuia palustris.* Estas especies son de amplia distribución entre los manglares, aunque algunas, como *Pelliciera rhizophorae* y *Tabebuia palustris,* tienen su límite norte en el manglar de la Playa Potrero Grande (Península de Santa Elena); *Avicennia bicolor* ocurre sólo en los manglares de Guanacaste y *Mora oleifera* sólo en los manglares de la costa sureste. Muestras importantes de manglares se encuentran en Puerto Soley, Playa Potrero Grande, Tamarindo, el Golfo de Nicoya, Damas-Palo Seco, Sierpe-Térraba, Rincón de Osa, Puerto Jiménez, Golfito y Coto Colorado. Por el lado caribeño, los manglares se encuentran principalmente en las bocas de los ríos Colorado (Barra del Colorado), Tortuguero, Moín y Gandoca. Se sabe poco sobre las características de estos manglares, pero aparentemente son estructuralmente más desarrollados que los de la costa occidental (Pool et al., en Gómez P., 1986). Quizás uno de los mejor estudiados es el manglar de la boca del Río Moín, donde Jiménez (1981) determinó que está dominado por *Avicennia germinans, Laguncularia racemosa, Pterocarpus officinalis, Rhizophora mangle* y *R. racemosa,* especies que también dominan los del Pacífico. Una de las diferencias en su composición con respecto a los del Pacífico es la ausencia de especies como *Avicennia bicolor, Mora oleifera, Muellera frutescens, Pelliciera rhizophorae* y *Tabebuia palustris* (aunque *Pelliciera* podría estar en los manglares de Barra del Colorado, dado que se conoce de la costa del Caribe de Nicaragua; N. Zamora V., observ. pers.).

Avicennia germinans

La vegetación de las playas de Costa Rica también varía entre el Caribe y el Pacífico, con algunos elementos conspicuos compartidos como *Caesalpinia bonduc, Canavalia rosea, Coccoloba uvifera, Ipomoea pes-caprae* y *Taliparititi tiliaceum,* pero la especie más notable y característica en ambas es el coco (*Cocos nucifera*). Este último, al parecer y según nuestro criterio, tiene su límite norte de distribución natural en los alrededores de Bahía Culebra, en Guanacaste, lo cual posiblemente se deba a la muy

[1] Ver Apéndice para las familias y autores de todos los nombres científicos en itálicas mencionados en este capítulo y otras partes de este volumen.

pally at the mouths of the Ríos Colorado (Barra del Colorado), Tortuguero, Moín, and Gandoca. Little is known about the characteristics of these mangroves, but apparently they are structurally more developed than those of the western coast (Pool et al., en Gómez P., 1986). Perhaps one of the best studied mangroves is the one at the mouth of the Río Moín, which Jiménez (1981) found to be dominated by *Avicennia germinans, Laguncularia racemosa, Pterocarpus officinalis, Rhizophora mangle,* and *R. racemosa,* species that also dominate the Pacific mangroves. One of the differences between mangroves of the two coasts is the lack of such species as *Avicennia bicolor, Mora oleifera, Muellera frutescens, Pelliciera rhizophorae,* and *Tabebuia palustris* in those of the Caribbean (although *Pelliciera* is to be expected in the mangroves of Barra del Colorado, given that it is known from the Caribbean coast of Nicaragua; N. Zamora V., pers. obs.).

The beach vegetation of Costa Rica also varies between the Caribbean and Pacific coasts, with several conspicuous elements shared, such as *Caesalpinia bonduc, Canavalia rosea, Coccoloba uvifera, Ipomoea pes-caprae,* and *Taliparitti tiliaceum,* but the most obvious and characteristic species of both is the coconut palm (*Cocos nucifera*). Perhaps due to the very long dry season along the northernmost Pacific coast, the northern limit of natural distribution of this last species appears to lie in the neighborhood of Bahía Culebra, in Guanacaste. There has always been much controversy about the origin and natural distribution of the coconut. Even though Wercklé (1909: 54) emphatically declared that "There is so much evidence of the American origin of the coconut that there is no reason for doubt," Sauer (1983) provided clear arguments that the coconut originated in the region of the Indian Ocean. Sauer also pointed out that the common races on the Caribbean and Pacific coast of Costa Rica arrived from opposite directions and are very different from each other.

Costa Rica's islands, taken together, account for only 120 km^2. The two largest islands (Herrera, 1985) are Chira (43 km^2), in the Gulf of Nicoya, and Cocos (24 km^2). Except for Cocos Island, the Pacific islands (Chira, San Lucas, San José, Guayabo, del Caño, and Violín, among the largest of the inshore islands) all have floras derived from the prevailing continental flora at the same latitude. Because it is so far offshore (548 km), Cocos Island has a different and somewhat unique flora; its irregular topography, with elevations from 0 to 634 m, and heavy rainfall, which varies between 5000 and 7000 mm (Herrera, 1985), contribute to a relatively diverse cover of premontane rain forest (Tosi, 1969). According to data gathered from herbaria and databases, we estimate that the total vascular flora of the island has some 200–250 species, of which several are endemic, including *Cecropia pittieri, Chloris paniculata, Epidendrum cocoënse, E. insulanum, E. jimenezii, Eugenia pacifica, Hoffmannia nesiota, H. piratarum, Kyllinga nudiceps, Marcgravia waferi, Psychotria cocosensis, Sacoglottis holdridgei,* and pteridophytes such as *Asplenium barclayanum, Cyathea alfonsiana, C. nesiotica, C. notabilis, Elaphoglossum cocosense, E. incognitum, E. reptans, Huperzia brachiata, H. pittieri, Hymenophyllum cocosense, Hypolepis lellingeri,* and *Thelypteris cocos* (the *Cyathea* spp. being tree ferns). The INBio database (ATTA) accounts for a total of 207 species

larga estación seca en la costa al norte de este punto. En el pasado siempre hubo mucha controversia sobre el origen y distribución natural del coco. Aún cuando Wercklé (1909: 54) fue muy enfático al decir que "Hay tanta evidencia de que el coco . . . es planta americana, que no queda razón para dudar", Sauer (1983) proporcionó argumentos muy claros de que el coco es originario de la región del Océano Índico. Sauer además agregó que las razas comunes del Caribe y del Pacífico de Costa Rica llegaron desde direcciones opuestas y son muy diferentes.

Costa Rica cuenta con un territorio insular pequeño que en conjunto apenas es de 120 km^2. Las dos islas de mayor tamaño (Herrera, 1985) son Chira (43 km^2), en el Golfo de Nicoya, y del Coco (24 km^2). A excepción de la Isla del Coco, las islas del Pacífico (Chira, San Lucas, San José, Guayabo, del Caño y Violín, entre las más grandes) cercanas a la costa tienen un patrón de composición florística derivado del que prevalece en el territorio continental a la misma latitud. La Isla del Coco tiene una composición florística distinta y particular, por estar más alejada (548 km) de la costa; su topografía irregular, con elevaciones de 0–634 m, y la alta precipitación, que oscila entre 5000 y 7000 mm (Herrera, 1985), contribuyen a una cobertura relativamente diversa de bosque pluvial premontano (Tosi, 1969). Nuestro sondeo de herbarios y bases de datos estima que la flora vascular de la Isla del Coco se compone de unas 200–250 especies y contiene varias endémicas, como p. ej., *Cecropia pittieri, Chloris paniculata, Epidendrum cocoënse, E. insulanum, E. jimenezii, Eugenia pacifica, Hoffmannia nesiota, H. piratarum, Kyllinga nudiceps, Marcgravia waferi, Psychotria cocosensis* y *Sacoglottis holdridgei,* y helechos tales como *Asplenium barclayanum, Cyathea alfonsiana, C. nesiotica, C. notabilis, Elaphoglossum cocosense, E. incognitum, E. reptans, Hymenophyllum cocosense, Huperzia brachiata, H. pittieri, Hypolepis lellingeri* y *Thelypteris cocos* (siendo las tres *Cyathea* spp. arborescentes). Según la base de datos del INBio (ATTA), la flora vascular de la isla contiene un total de 207 especies, distribuidas en 60 familias y 132 géneros. De esta diversidad, los helechos y afines comprenden 91 especies, 43% de la flora total. En territorio continental, los helechos comprenden apenas 12% de las plantas vasculares. Sin embargo, altos porcentajes de pteridofitas son comunes para islas oceánicas tropicales, supuestamente a razón de las esporas pequeñísimas ampliamente dispersables y las gametofitas bisexuales de la mayoría de los helechos (ver Smith, 1972). Vale la pena mencionar que varios táxones conocidos de esta isla y también del territorio continental son más bien elementos de distribución caribeña, así como *Bertiera angustifolia, Calophyllum inophyllum, Campnosperma panamense, Hypolytrum amplum, Ilex yurumanguinis, Maieta poeppigii, Sacoglottis* y *Selaginella porelloides.* Este fenómeno fue señalado por Fournier O. (1966) y Gómez P. (1986), y en plantas no vasculares por Dauphin (1999), quien cuantificó alrededor de 10% de la flora briófita total (153 spp.) con esta distribución. Gómez P. (1986) mencionó que especies de origen amazónico oriental en el territorio insular del Pacífico pueden haberse dispersado antes del cierre del istmo centroamericano en Panamá. Para más información sobre la vegetación de la Isla del Coco ver Fosberg & Klawe (1966), Fournier O. (1966), Gómez P. (1975a, 1975b, 1986), Dauphin (1999) y Bernecker-Lücking (2000).

of vascular plants from the island, in 60 families and 132 genera. Ferns are represented by 91 species, 43% of the total flora. This is quite high by continental standards, with ferns accounting for only about 12% of the total Costa Rican flora. However, high percentages of pteridophytes are common for tropical oceanic islands, presumably due in part to the small, widely dispersible spores and bisexual gametophytes of most ferns (see Smith, 1972). It is worth noting that several taxa known both from this island and the Central American mainland have a Caribbean distribution on the mainland, e.g., *Bertiera angustifolia, Calophyllum inophyllum, Campnosperma panamense, Hypolytrum amplum, Ilex yurumanguinis, Maieta poeppigii, Sacoglottis,* and *Selaginella porelloides.* This phenomenon was noted by Fournier O. (1966) and Gómez P. (1986), and for non-vascular plants by Dauphin (1999), who found approximately 10% of the island's total bryophyte flora (153 spp.) to have such a distribution. Gómez P. (1986) mentioned that Pacific island species of eastern Amazonian origin might have dispersed before the closure of the Central American isthmus in Panama. For more information about the vegetation of Cocos Island, see Fosberg & Klawe (1966), Fournier O. (1966), Gómez P. (1975a, 1975b, 1986), Dauphin (1999), and Bernecker-Lücking (2000).

The cordilleras

Costa Rica is divided into two almost equal parts by way of a central mountain chain that forms the two slopes (Caribbean and Pacific) already mentioned. This mountain system trends from northwest to southeast, and is made up of four distinct ranges: the Cordillera de Guanacaste, the Cordillera de Tilarán, the Cordillera Central, and the Cordillera de Talamanca. The Cordillera de Guanacaste and the Cordillera Central are volcanic in origin (see the chapter on The physical environment). Below we will briefly present relevant details of the floristic composition of each of these cordilleras and the floristic relationships among them.

Cordillera de Guanacaste

Along the summit of this cordillera, formed by volcanic peaks that stretch in a straight line from Cerro El Hacha and Volcán Orosí in the northwest to Volcán Arenal in the southeast (see the section on Physical geography in the chapter on The physical environment), two life zones occur: premontane rain forest and lower montane rain forest (Holdridge, 1967; Tosi, 1969). However, for the simplified version of this classification system used in the *Manual* treatments, these are unified into just one category, bosque pluvial (rain forest).

On Cerro El Hacha (500–617 m), the relatively low elevation and the rain shadow of the Orosí and Cacao volcanoes create conditions favoring species of the Pacific lowland deciduous dry forest and savanna woodlands, some of which are *Agonandra macrocarpa, Ayapana amygdalina, Byrsonima crassifolia, Capparis frondosa, Celtis iguanaea, Clitoria guianensis, Curatella americana, Declieuxia fruticosa, Diospyros salicifolia, Dyssodia montana, Hippocratea volubilis, Melothria pendula, Serjania*

Las cordilleras

Costa Rica está dividida en dos partes casi iguales por un sistema montañoso central, que forma las dos vertientes (caribeña y pacífica) antes descritas. La orientación de este sistema es de noroeste a sureste y está constituido por cuatro cordilleras: la de Guanacaste, la de Tilarán, la Central y la de Talamanca. Las Cordilleras de Guanacaste y Central son volcánicas (véase capítulo sobre El ambiente físico). A continuación nos referiremos en forma breve a algunos aspectos relevantes de la composición florística de cada una y la relación entre ellas.

Cordillera de Guanacaste

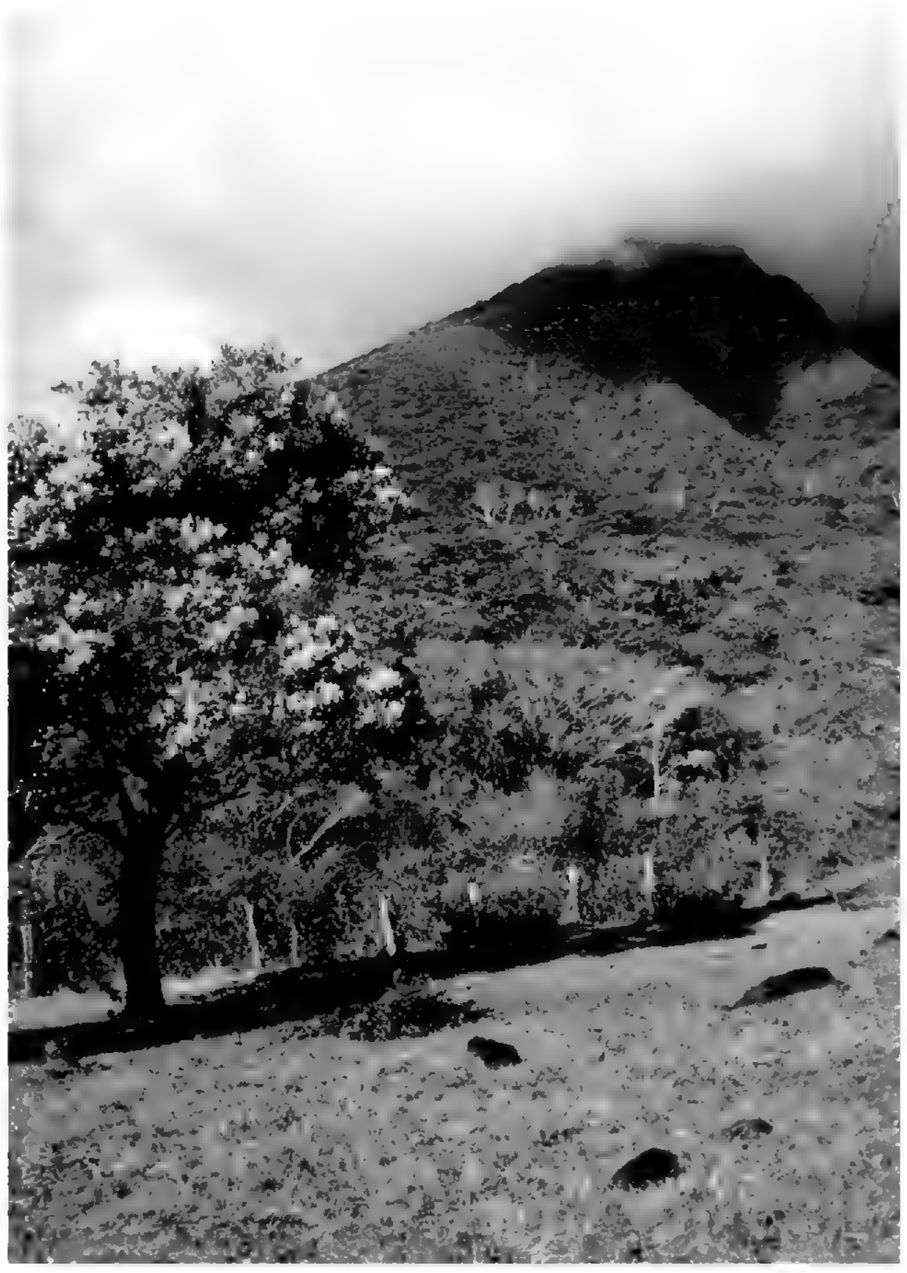
Las cimas de esta cordillera, formadas por picos volcánicos que van en línea recta desde el Cerro El Hacha y el Volcán Orosí, en el noroeste, hasta el Volcán Arenal, en el sureste (ver la sección sobre Geografía física en el capítulo sobre El ambiente físico), contienen dos tipos de zonas de vida: bosque pluvial premontano y bosque pluvial montano bajo (Holdridge, 1967; Tosi, 1969). Sin embargo, para la clasificación simplificada del ambiente que se presenta junto a la descripción de especies en este *Manual,* estas dos se unen en una sola categoría: el bosque pluvial.

En el Cerro El Hacha (500–617 m), por su relativamente baja elevación y el efecto de la sombra orográfica de los volcanes Orosí y Cacao, se conjugan elementos propios de los bosques secos deciduos de las bajuras del Pacífico y los ambientes de sabanas secas arboladas, como *Agonandra macrocarpa, Ayapana amygdalina, Byrsonima crassifolia, Capparis frondosa, Celtis iguanaea, Clitoria guianensis, Curatella americana, Declieuxia fruticosa, Diospyros salicifolia, Dyssodia montana, Hippocratea volubilis, Melothria pendula, Serjania rhombea, Sida linifolia, Sloanea terniflora, Trigonia rugosa, Waltheria glomerata* y *Ximenia americana.* También ocurren lo que llamamos anteriormente elementos de la región septentrional del bosque húmedo, como *Aegiphila cephalophora, Bourreria oxyphylla, Cnestidium rufescens, Cynometra retusa, Dialium guianense, Pithecellobium furcatum, Schefflera morototoni, Senna undulata, Trigonia laevis, Xylophragma* sp. nov. y *Xylopia frutescens. Pithecellobium furcatum* y *Xylophragma* sp. nov. sólo se conocen de esta localidad en Costa Rica. Junto a estas dos influencias están los elementos propios de la Cordillera de Guanacaste, p. ej., *Diospyros digyna, Myrsine pellucidopunctata, Pilocarpus racemosus, Polygala costaricensis* y *Rhipidocladum racemiflorum.*

En la banda de elevación de 600–1500 m, aproximadamente, se da una estacionalidad sensible que causa efectos en la estructura y composición de la vegetación, p. ej., la forma de las copas de los árboles es densa y compacta por la acción de los vientos y en general el sotobosque es relativamente abierto y limpio. El dosel o estrato intermedio se compone aquí de algunas especies peculiares por su abundancia, p. ej.: *Allenanthus erythrocarpus, Billia hippocastanum, Daphnopsis americana, Erblichia odorata, Ficus tuerckheimii, Licania riverae, Manilkara chicle, Myrcianthes montana, Panopsis cos-*

rhombea, Sida linifolia, Sloanea terniflora, Trigonia rugosa, Waltheria glomerata, and *Ximenia americana.* However, we also find here elements of the northern moist forests, such as *Aegiphila cephalophora, Bourreria oxyphylla, Cnestidium rufescens, Cynometra retusa, Dialium guianense, Pithecellobium furcatum, Schefflera morototoni, Senna undulata, Trigonia laevis, Xylophragma* sp. nov., and *Xylopia frutescens. Pithecellobium furcatum* and *Xylophragma* sp. nov. are known only from here in Costa Rica. Of course, in addition to these lowland elements, species common in the main massif of the Cordillera de Guanacaste also occur on Cerro El Hacha, such as *Diospyros digyna, Myrsine pellucidopunctata, Pilocarpus racemosus, Polygala costaricensis,* and *Rhipidocladum racemiflorum.*

In the elevational band of approximately 600–1500 m, some noticeable effects of seasonality on forest structure and composition are dense, compact tree crowns (as a result of wind action) and a relatively open and clean understory. The canopy and middle levels are characterized by an abundance of such species as *Allenanthus erythrocarpus, Billia hippocastanum, Daphnopsis americana, Erblichia odorata, Ficus tuerckheimii, Licania riverae, Manilkara chicle, Myrcianthes montana, Panopsis costaricensis, Parmentiera valerioi, Picrasma excelsa, Pouteria exfoliata, P. glomerata, Quercus oleoides, Sarcaulus brasiliensis, Symplococarpon purpusii, Styrax argenteus,* and *Tapirira mexicana.* The understory and intermediate levels are quite rich in species of *Psychotria* and Myrtaceae, but species such as *Acidoton nicaraguensis, Actinostemon caribaeus, Amyris balsamifera, Angostura granulosa, Euphorbia elata, Laetia thamnia, Peltostigma guatemalense, Pilocarpus racemosus, Rhipidocladum pittieri,* and *R. racemiflorum* are also common. A few species of this region are also shared with the plateau of Santa Rosa National Park, to as low as 250–300 m, e.g., *Actinostemon caribaeus, Casearia praecox, Erblichia odorata, Hybanthus yucatanensis, Krugiodendron ferreum, Styrax argenteus,* and *Zanthoxylum fagara.*



Panopsis costaricensis, Volcán Orosí near Estación Maritza (2000)

Toward the summits of this cordillera, especially above 1500 m where the climate is wetter, characteristically montane elements begin to appear, although some of these are shared with the lower elevational band just mentioned. Some species typical of this zone are *Beilschmiedia alloiophylla, B. brenesii, Bourreria costaricensis, Casearia tacanensis, Cavendishia capitulata, Ceiba rosea, Centropogon costaricae, Chiococca*

taricensis, Parmentiera valerioi, Picrasma excelsa, Pouteria exfoliata, P. glomerata, Quercus oleoides, Sarcaulus brasiliensis, Symplococarpon purpusii, Styrax argenteus y *Tapirira mexicana.* El sotobosque y el estrato intermedio son ricos en especies del género *Psychotria* y de la familia Myrtaceae, y es común ver *Acidoton nicaraguensis, Actinostemon caribaeus, Amyris balsamifera, Angostura granulosa, Euphorbia elata, Laetia thamnia, Peltostigma guatemalense, Pilocarpus racemosus, Rhipidocladum pittieri* y *R. racemiflorum.* Algunos elementos de este patrón florístico descienden hasta la meseta del Parque Nacional Santa Rosa (250–300 m); ejemplos claros son *Actinostemon caribaeus, Casearia praecox, Erblichia odorata, Hybanthus yucatanensis, Krugiodendron ferreum, Styrax argenteus* y *Zanthoxylum fagara.*

Hacia las cimas, especialmente arriba de 1500 m, donde el clima es más húmedo, comienza la presencia de elementos montanos, aunque algunos de ellos descienden hasta la banda de elevación anterior. Algunas especies típicas son *Beilschmiedia brenesii, B. alloiophylla, Bourreria costaricensis, Casearia tacanensis, Cavendishia capitulata, Ceiba rosea, Centropogon costaricae, Chiococca pachyphylla, Coccoloba liportizii, Cojoba costaricensis, Cosmibuena valerioi, Dendropanax latilobus, D. querceti, Drymonia turrialvae, Ficus tuerckheimii, Geonoma edulis, Guatteria costaricensis, Gymnosporia haberiana, Ilex lamprophylla, I. pallida, Macleania insignis, Maianthemum gigas, Meliosma idiopoda, Miconia amplinodis, M. tonduzii, Myrsine coriacea, Naucleopsis capirensis, Panopsis costaricensis, Phyllonoma laticuspis, P. tenuidens, Plinia salticola, Podocarpus oleifolius, Prunus annularis, Pseudolmedia mollis, Psychotria monteverdensis, Quercus* spp., *Roupala glaberrima, Sanicula liberta, Saurauia montana, Schefflera brenesii, S. rodriguesiana, Schoepfia vacciniiflora, Senecio arborescens, S. copeyensis, Sphyrospermum buxifolium, Symbolanthus calygonus, Symplocos bradei, S. povedae, S. tribracteolata, Talauma gloriensis, Ternstroemia tepezapote, Viburnum costaricanum, Weinmannia pinnata, Wercklea insignis* y *Zygia palmana.* La divisoria de aguas, donde se encuentra la vegetación achaparrada, afectada por fuertes vientos, pero a su vez con alta humedad, abarca especies características de ese hábitat, tales como *Ardisia calycosa, A. crassiramea, Freziera fororum, F. friedrichsthaliana, Gentlea austin-smithii, G. micranthera, Hillia palmana, H. panamensis, Roupala loranthoides* y *Zanthoxylum melanostictum.*

El lado caribeño de esta cordillera, más húmedo y diverso, contiene un patrón donde muchos de los elementos del patrón Pacífico descienden paulatinamente hasta la banda de elevación de (500–)600–700 m. Sin embargo, en esta elevación es mayor la influencia de especies de zonas bajas muy húmedas; algunos táxones que son claros indicadores de este cambio son las palmas arbóreas *Iriartea deltoidea, Socratea exorrhiza* y *Welfia regia,* así como *Carapa guianensis, Hieronyma alchorneoides,* Myristicaceae y Vochysiaceae.

En general, esta cordillera es relativamente más seca y estacional comparada con las cordilleras hacia el sur del país. Quizás uno de los elementos que mejor ilustra esta condición climática es la familia Rutaceae, que presenta una diversidad más alta en los

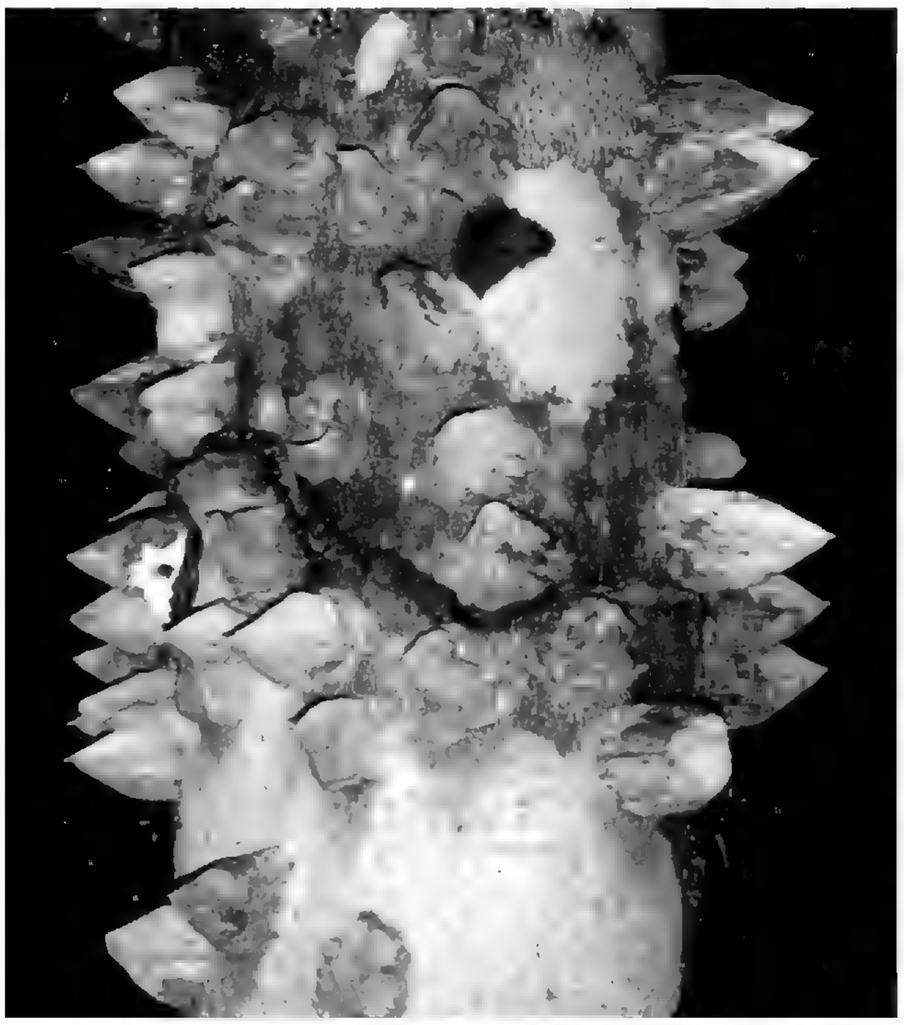
pachyphylla, Coccoloba liportizii, Cojoba costaricensis, Cosmibuena valerioi, Dendropanax latilobus, D. querceti, Drymonia turrialvae, Ficus tuerckheimii, Geonoma edulis, Guatteria costaricensis, Gymnosporia haberiana, Ilex lamprophylla, I. pallida, Macleania insignis, Maianthemum gigas, Meliosma idiopoda, Miconia amplinodis, M. tonduzii, Myrsine coriacea, Naucleopsis capirensis, Panopsis costaricensis, Phyllonoma laticuspis, P. tenuidens, Plinia salticola, Podocarpus oleifolius, Prunus annularis, Pseudolmedia mollis, Psychotria monteverdensis, Quercus spp., *Roupala glaberrima, Sanicula liberta, Saurauia montana, Schefflera brenesii, S. rodriguesiana, Schoepfia vacciniiflora, Senecio arborescens, S. copeyensis, Sphyrospermum buxifolium, Symbolanthus calygonus, Symplocos bradei, S. povedae, S. tribracteolata, Talauma gloriensis, Ternstroemia tepezapote, Viburnum costaricanum, Weinmannia pinnata, Wercklea insignis,* and *Zygia palmana.* The Continental Divide, where very strong winds in combination with high precipitation prevail, is home to elfin forests whose characteristic species include *Ardisia calycosa, A. crassiramea, Freziera fororerum, F. friedrichsthaliana, Gentlea austin-smithii, G. micranthera, Hillia palmana, H. panamensis, Roupala loranthoides,* and *Zanthoxylum melanostictum.*

The Caribbean slope of this cordillera, wetter and more diverse than the Pacific slope, harbors some elements from the Pacific slope that occur down to the elevational band of (500–)600–700 m (but in gradually diminishing abundance). However, at these middle elevations, the influence of species from the wet lowlands becomes more obvious; some taxa clearly evident of this influence are the arborescent palms *Iriartea deltoidea, Socratea exorrhiza,* and *Welfia regia,* as well as *Carapa guianensis, Hieronyma alchorneoides,* Myristicaceae, and Vochysiaceae.

In general, the Cordillera de Guanacaste is relatively drier and more seasonal than the ranges to the south. Perhaps one of the elements that best reflects this is the family Rutaceae, which is more diverse in dry to moist forests than in wet forests. Here, the Rutaceae reach their highest indices of diversity and abundance in the country, even higher than in the contiguous Cordillera de Tilarán, underscoring some of the floristic differences between these two ranges. Of the total of 16 genera of Rutaceae known from Costa Rica, 75% can be found in the Cordillera de Guanacaste, as well as 60% of the 33 total species; *Zanthoxylum,* the most diverse genus, is represented here by 58% of the 12 species known from the country. The species with the highest abundance index in this family, some forming almost pure stands, are *Peltostigma guatemalense, Pilocarpus racemosus, Angostura granulosa,* and *Amyris balsamifera.* The greater seasonality and dryness of this cordillera compared to the others is also reflected graphically by the relatively small area covered by the rain forest life zone (see Tosi, 1969).

Cordillera de Tilarán

The Cordillera de Tilarán is of moderate elevation, rather brief extent, and somewhat uniform; its highest points along the Continental Divide lie between 1600 and 1842 m. In terms of mountain peaks, it extends in a curve that is more or less convex (viewed from



Zanthoxylum

bosques secos a húmedos que en los muy húmedos. Aquí las Rutaceas alcanzan el índice de mayor diversidad y abundancia del país, aún más que en la contigua Cordillera de Tilarán, evidenciando ya algunas diferencias con esta última. En la Cordillera de Guanacaste existe el 75% del total (16) de géneros de Rutaceae conocidos del país y el 60% del total (33) de las especies; *Zanthoxylum* es el género más diverso, representado por el 58% del total (12) de especies del país. Las especies de esta familia con el mayor índice de abundancia, algunas a veces formando rodales casi puros, son *Peltostigma guatemalense, Pilocarpus racemosus, Angostura granulosa* y *Amyris balsamifera.* Esta condición de estacionalidad se ve reflejada en la menor área que cubre la zona de vida de bosque pluvial (ver Tosi, 1969).

Cordillera de Tilarán

La Cordillera de Tilarán es de elevación media, extensión corta y algo uniforme; sus puntos más altos están situados entre 1600 y 1842 m, sobre la División Continental. En términos de picos, se extiende desde la vecindad del Cerro Chato en el noroeste, en una curva más o menos convexa (vista desde la costa del Pacífico), hasta los Montes del Aguacate al sureste (ver la sección Geografía física en el capítulo sobre El ambiente físico). El punto más alto es Cerro Los Amigos (1842 m), en la Reserva de Monteverde.

La vegetación de esta cordillera es una de las mejor estudiadas y documentadas del país (ver Gómez-Laurito & Ortiz, 1996; Haber, 1991, 2000a; Haber et al., 2000). Además, un amplio y detallado análisis sobre su flora (diversidad, estacionalidad, biogeografía), principalmente de la región de Monteverde, provee la información suficiente para entender los patrones florísticos que la caracterizan (Haber, 2000a). Por ello, en esta sección no entraremos en mucho detalle.

En general, esta cordillera es más húmeda que la Cordillera de Guanacaste, así lo demuestra su mayor área de bosque pluvial (Tosi, 1969). La vegetación estacional de la vertiente del Pacífico abarca la banda de elevación 700–1500 m (Haber, 2000a), y está compuesta principalmente por especies compartidas con el bosque húmedo de la costa pacífica, además de algunas especies restringidas a esta banda. Aquí existen condiciones microclimáticas y edafológicas especiales que crean hábitats semi-xerofíticos. Al respecto, Haber (2000a) citó varios elementos de acantilados secos y rocosos, entre ellos *Echeveria australis, Euphorbia schlechtendalii, Furcraea cabuya, Pitcairnia heterophylla, P. maïdifolia* y *Plumeria rubra.*

the Pacific coast), from near Cerro Chato in the northwest to the Montes del Aguacate in the southeast (see the section Physical geography in the chapter on The physical environment). The highest point is Cerro Los Amigos (1842 m), in the Monteverde Reserve.

The vegetation of this cordillera is one of the more well studied and documented in the country (see Gómez-Laurito & Ortiz, 1996; Haber, 1991, 2000a; Haber et al., 2000). Furthermore, a broad and detailed analysis of the flora (diversity, seasonality, biogeography), principally of the Monteverde region, provides sufficient information to get a good idea of the prevailing patterns (Haber, 2000a). Therefore, in this section we will enter into little detail.

Generally speaking, the Cordillera de Tilarán is wetter than the Cordillera de Guanacaste, as is most graphically demonstrated by its greater area of rain forest (Tosi, 1969). The elevational band of 700–1500 m on the Pacific slope is where one finds species of seasonal climates (Haber, 2000a), here shared primarily with adjacent moist forests at lower elevations, but also including species specific to this area. Microclimatic and special edaphic conditions exist here that create sub-xeric conditions. In reference to such conditions, Haber (2000a) cited various elements of dry, rocky cliffs, such as *Echeveria australis, Euphorbia schlechtendalii, Furcraea cabuya, Pitcairnia heterophylla, P. maïdifolia,* and *Plumeria rubra.*

A major component of the vegetation of the Cordillera de Tilarán comprises what is known as cloud forest. As reported by Haber (2000a), this forest type extends from 1500 m on the Pacific side over the divide and down to 1300–1400 m on the Caribbean side, and has an annual precipitation of 2500–3500 mm. Haber also indicated that the highest diversity of plants in this cordillera is in the cloud forest. Some of the taxa most frequent, diverse, or abundant in (and therefore typical of) these forests are *Alnus, Alzatea,* Araliaceae, *Brunellia, Cyathea, Drimys,* Ericaceae, *Gunnera insignis, Hedyosmum, Ilex,* Lauraceae, *Magnolia,* Melastomataceae, *Meliosma, Morella,* Myrsinaceae, Orchidaceae, *Quercus,* Rubiaceae, *Saurauia, Symplocos, Ticodendron, Ulmus, Viola stipularis,* and *Weinmannia.* Some of these taxa are absent from the Cordillera de Guanacaste, or apparently quite rare there.

The species diversity of these montane forests is due to a great extent to their high diversity of orchids and ferns; at Monteverde, orchids alone may make up more than 19% of the total flora (Haber, 2000a). Tree ferns are particularly conspicuous indicators of cloud forest because of their affinity for areas of high humidity. According to a study of distribution along an altitudinal gradient (1535–1670 m) at Monteverde, tree ferns are most abundant in lower montane wet forest (> 1535 m); their diversity decreases significantly with elevation, while abundance increases slightly (Lee et al., 1988). Epiphytes (also with many species of orchids and ferns) form an important structural component of these forests; they are most abundant in the cloud forest, and account for 29% of the total 3021 species in the Monteverde flora (Haber, 2000a). Along the Continental Divide, in the water-laden, windswept elfin forests (a particular kind of cloud forest), one typically finds species such as *Ardisia calycosa, Cosmibuena vale-*

El mayor componente de vegetación de la Cordillera de Tilarán está comprendido en lo que se conoce como bosque nuboso. De acuerdo con Haber (2000a), éste se extiende arriba de 1500 m en el lado pacífico y baja hasta 1300–1400 m en el lado caribeño, y tiene una precipitación promedio anual de 2500–3500 mm. Además, este mismo autor indicó que la mayor diversidad de plantas de esta cordillera se encuentra en este tipo de bosque. Algunos de los táxones más frecuentes, más diversos o más abundantes, y por ende típicos de estos bosques nubosos, son *Alnus, Alzatea,* Araliaceae, *Brunellia, Cyathea, Drimys,* Ericaceae, *Gunnera insignis, Hedyosmum, Ilex,* Lauraceae, *Magnolia,* Melastomataceae, *Meliosma, Morella,* Myrsinaceae, Orchidaceae, *Quercus,* Rubiaceae, *Saurauia, Symplocos, Ticodendron, Ulmus, Viola stipularis* y *Weinmannia.* Algunas de estas familias y géneros no se encuentran o están escasamente representados en la Cordillera de Guanacaste.

En gran medida, la diversidad de especies en los bosques montanos se debe a la alta diversidad de orquídeas y helechos; en Monteverde las orquídeas pueden comprender más del 19% de la flora total (Haber, 2000a). Entre los helechos, los más conspicuos e indicadores de bosque nuboso son los arborescentes, dado que están muy relacionados con sitios con alta humedad. Según un estudio de distribución a lo largo de un gradiente altitudinal (1535–1670 m) en Monteverde, los helechos arborescentes son más abundantes en el bosque muy húmedo montano bajo (> 1535 m) y la diversidad disminuye significativamente con la elevación, mientras la abundancia aumenta apenas un poco (Lee et al., 1988). Las epífitas (también con muchas especies de orquídeas y helechos) son un componente estructural importante de estos bosques; son más conspicuas y abundantes en el bosque nuboso, y representan el 29% del total (3021 spp.) de la flora de Monteverde (Haber, 2000a). En la División Continental de esta cordillera existe el bosque achaparrado o enano, de poca altura, debido a la acción de los fuertes vientos, con frecuencia cargados de humedad. Las especies de estos lugares son más bien parte del componente florístico del bosque nuboso, como *Ardisia calycosa, Cosmibuena valerioi, Dendropanax latilobus, Drimys granadensis, Myrsine coriacea, Schefflera rodriguesiana* y *Zanthoxylum melanostictum.*

Luego de estudiar 20,000 recolecciones hechas en la región de Monteverde, Haber (2000a) determinó que entre 700–1200 m, el lado caribeño de la cordillera es menos diverso que el bosque montano arriba de 1200 m, el cual contiene el 57% de la flora total (3021 spp.); añadió que esto puede ser un reflejo de una menor intensidad de las recolecciones del lado caribeño. Este autor además proporcionó datos de parcelas de 1 ha ubicadas en esta banda de elevación, los cuales revelan que a 750 m (sitio Peñas Blancas) la diversidad de especies de árboles es de 104 spp. y 39 familias, mientras que a 1150 m (sitio San Gerardo) se encuentran 115 spp. y 36 familias.

En esta misma vertiente del Caribe, en la Reserva Biológica Alberto Manuel Brenes por San Ramón, ubicada en la banda de elevación de 550–1650 m, se ha registrado un total de 1008 spp., 440 géneros y 130 familias (Gómez-Laurito & Ortiz, 1996). Una parcela de 1 ha establecida en este sitio en la banda de elevación 910–950 m re-

rioi, Dendropanax latilobus, Drimys granadensis, Myrsine coriacea, Schefflera rodriguesiana, and *Zanthoxylum melanostictum.*

According to Haber's (2000a) analysis of data from 20,000 specimens from the Monteverde area, the forests above 1200 m —accounting for 57% of the total 3021 species of the area— appear to be more diverse than those in the 700–1200 m band on the Caribbean slope, but that result may be a reflection of fewer collections from the Caribbean slope. Haber's 1 ha plot data on trees reveal 104 species in 39 families at 750 m (the Peñas Blancas site) and 115 species in 36 families at 1150 m (the San Gerardo site).

Monteverde (©1993 Steven Ingram)

At the Alberto Manuel Brenes Biological Reserve in San Ramón, on the Caribbean slope of the Cordillera de Tilarán at 550–1650 m elevation, totals of 1008 species, 440 genera, and 130 families have been recorded (Gómez-Laurito & Ortiz, 1996). A 1 ha plot at this site, at 910–950 m elevation, registered 94 species of trees in 40 families, with the most frequent (in order of abundance) being: *Iriartea deltoidea, Plinia salticola, "Guarea glabra," Inga leonis, I. barbourii, Warszewiczia uxpanapensis, Sloanea faginea, Cupania macrophylla, Calatola costaricensis, Lonchocarpus heptaphyllus, Conostegia micrantha,* and *Pseudolmedia oxyphyllaria* (Wattenberg et al., 1996). The authors of this latter work also indicated that 15.6% of the total 519 stems counted in the plot were tree ferns, a high abundance for that group of plants. They also found that some species more typical of wet lowland forests also occurred up to this elevation, e.g., *Allophylus psilospermus, Chimarrhis parviflora, Coccoloba tuerckheimii, Hernandia stenura, Iriartea deltoidea, Licania hypoleuca, Naucleopsis naga,* and *Otoba novogranatensis.* Numerous montane species are also found here, such as *Alfaroa costaricensis, Licania kallunkiae, Perrottetia longistylis, Ruagea glabra,* and *Weinmannia pinnata.* These findings are in agreement with the observations of Boyle (1996), whose comparison of changes along altitudinal transects in montane forests of Mexico, Costa Rica, and Ecuador showed this transition at approximately 1000 m.

Once again using the family Rutaceae for comparison, we see that in the Cordillera de Tilarán 43% of the total 16 genera known for the country have been found, with 36% of the total 33 species, a lower diversity than for the Cordillera de Guanacaste. Some species that also occur in the Guanacaste range are much less abundant here, e.g., *Peltostigma guatemalense* and *Pilocarpus racemosus,* while other such species, such as

gistró una diversidad de 94 especies de árboles en 40 familias, donde las especies más frecuentes fueron (en orden de abundancia): *Iriartea deltoidea, Plinia salticola, "Guarea glabra", Inga leonis, I. barbourii, Warszewiczia uxpanapensis, Sloanea faginea, Cupania macrophylla, Calatola costaricensis, Lonchocarpus heptaphyllus, Conostegia micrantha* y *Pseudolmedia oxyphyllaria* (Wattenberg et al., 1996). Estos autores también indicaron que el 15.6% de todos los tallos (519) registrados en la parcela corresponden a helechos arborescentes, lo cual significa una alta abundancia de este grupo de plantas. Ellos también concluyeron que varias especies propias del componente florístico del bosque muy húmedo de tierras bajas ascienden hasta esta elevación, p. ej., *Allophylus psilospermus, Chimarrhis parviflora, Coccoloba tuerckheimii, Hernandia stenura, Iriartea deltoidea, Licania hypoleuca, Naucleopsis naga* y *Otoba novogranatensis.* Allí también se encuentran elementos montanos, como *Alfaroa costaricensis, Licania kallunkiae, Perrottetia longistylis, Ruagea glabra* y *Weinmannia pinnata.* Esto coincide con lo sugerido por Boyle (1996), luego de estudiar los cambios latitudinales y altitudinales en los bosques montanos de México, Costa Rica y Ecuador, de que dicha transición ocurre alrededor de los 1000 m.

Utilizando de nuevo el ejemplo de la familia Rutaceae, vemos que en esta cordillera existe el 43% de los géneros (16) del país y el 36% de las especies (33)—es decir, menor diversidad que en la Cordillera de Guanacaste. Vale indicar que especies que son sumamente comunes o abundantes en la Cordillera de Guanacaste aquí están escasamente representadas, p. ej., *Peltostigma guatemalense* y *Pilocarpus racemosus.* Una situación contraria ocurre con *Decazyx macrophyllus* y *Stauranthus perforatus,* que son más comunes (principalmente esta última) en la Cordillera de Tilarán. Para más información sobre la ecología y conservación de esta cordillera, ver Nadkarni & Wheelwright (2000).

Cordillera Central

Conformada por picos volcánicos que van más o menos en línea recta del noroeste al sureste, desde el Cerro Platanar (2183 m) hasta el Volcán Turrialba (3329 m), esta cordillera es más alta que las dos anteriores. Dentro del rango de elevación de sus picos más altos (2000–3432 m) se encuentran las zonas de vida bosque pluvial y páramo (Tosi, 1969). Así, excepto por los dos edificios volcánicos relativamente altos de Irazú (3432 m) y Turrialba en su extremo este, esta cordillera demuestra un patrón florístico más o menos uniforme pero con particularidades que se reflejan de acuerdo con la vertiente o las cimas.

Por el lado del Pacífico, el límite altitudinal de estacionalidad (marcado por elementos florísticos que ascienden de la costa pacífica) se ubica alrededor de los 1000–1200 m aproximadamente, en el margen superior del Valle Central. Esta banda transicional es algo más baja y a la vez más estrecha que en las cordilleras del norte. Además, es en esta elevación donde se empieza a sentir un cambio en la temperatura, y por ello la abundancia de estos elementos disminuye notablemente. Algunos ejemplos de estas

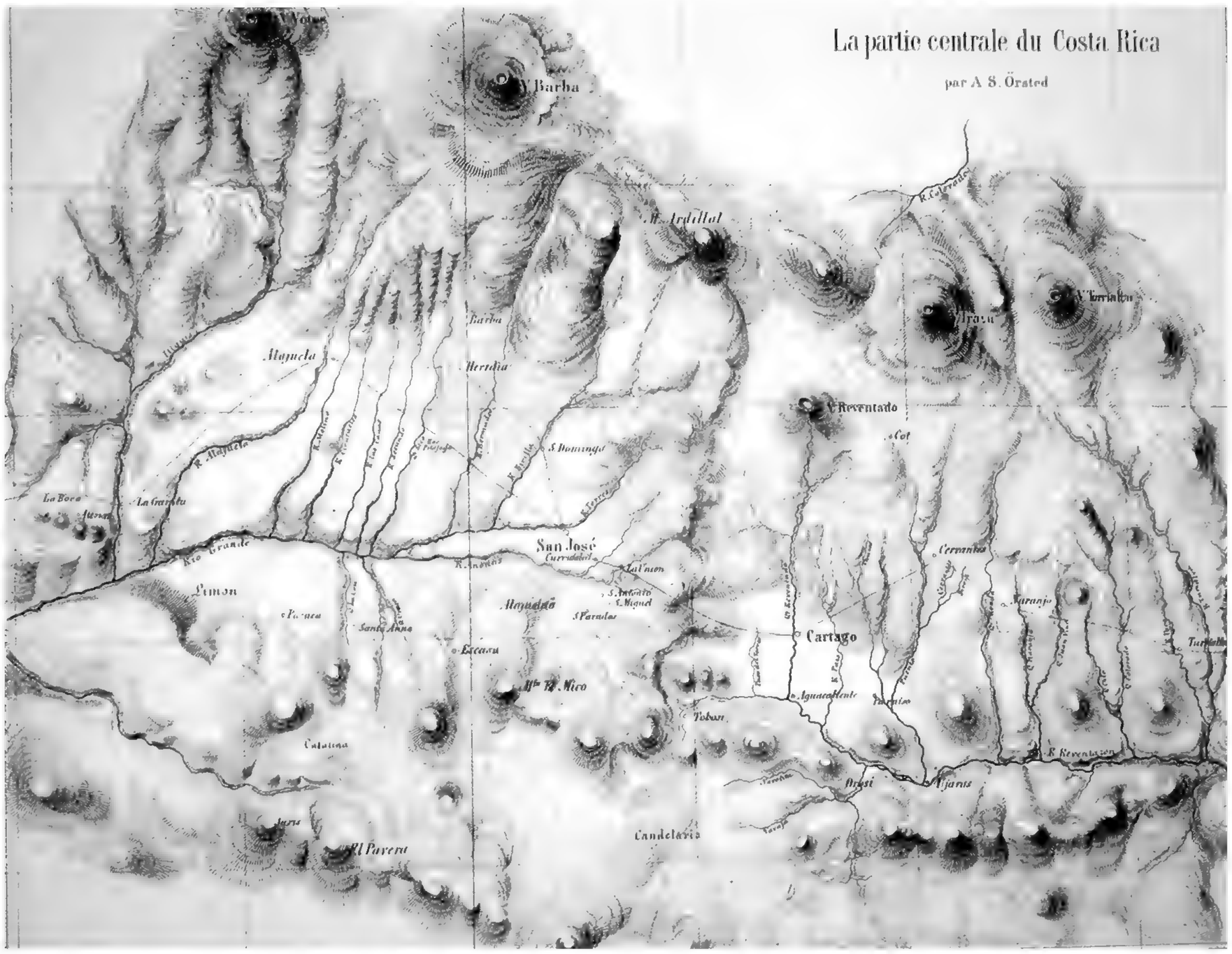
Decazyx macrophyllus and (especially) *Stauranthus perforatus,* are more common in the Cordillera de Tilarán. For more information about the ecology and conservation of this cordillera, see Nadkarni & Wheelwright (2000).

Cordillera Central

Made up of volcanic peaks that stretch more or less in a straight line from Cerro Platanar (2183 m), in the northwest, to Volcán Turrialba (3329 m), in the southeast, this mountain range is higher than the previous two. Within the range of elevation of its highest peaks (2000–3432 m), both rain forest and paramo life zones are found (Tosi, 1969). Thus, except for the relatively high volcanoes of Irazú (3432 m) and Turrialba (somewhat isolated at the east end), this cordillera has a more or less uniform vegetation pattern that varies in minor ways according to the particular slope or summit.

On the Pacific side, the elevational limit of the area of marked seasonality (as indicated by species shared with the Pacific lowlands) is found right around 1000–1200 m, at the upper edge of the Central Valley. This is a somewhat lower and narrower transitional band than indicated for the northern cordilleras. It is at this elevation that a change in temperature becomes noticeable and, along with it, a decrease in the numbers and abundance of species from lower elevations. Some examples of species from lower elevations found here are *Albizia adinocephala, Ardisia revoluta, Brickellia paniculata, Bursera simaruba, Casimiroa sapota, Cecropia peltata, Centrosema pubescens, C. sagittatum, Cupania glabra, Desmodium distortum, Diphysa americana, Gouania polygama, Guettarda macrosperma, Hauya elegans, Lasianthaea fruticosa, Malpighia glabra, Mimosa albida, M. velloziana, Phaseolus lunatus, Pithecoctenium crucigerum, Pogonopus exsertus, Sapindus saponaria, Senna fruticosa, Stylosanthes guianensis, Tabebuia rosea, Trixis inula, Vigna vexillata,* and *Xylosma intermedia.*

From 1200 to 1500 m up to ca. 2900 m, the vegetation is relatively homogeneous and shares many elements with the Tilarán and Talamanca ranges. Some of the most common species that characterize this landscape are *Alnus acuminata, Brunellia costaricensis, Cavendishia bracteata, Cedrela tonduzii, Centropogon gutierrezii, Citronella costaricensis, Cleyera theoides, Clusia rotundata, Cornus disciflora, Dendropanax latilobus, Deppea grandiflora, Drimys granadensis, Freziera candicans, Fuchsia paniculata, Gaiadendron punctatum, Guettarda crispiflora, Gunnera insignis, Hieronyma oblonga, Ilex lamprophylla, Magnolia poasana, Monnina evonymoides, Monochaetum vulcanicum, Myrcianthes rhopaloides, Myrsine coriacea, M. pittieri, Ocotea endresiana, Oreopanax nicaraguensis, O. xalapensis, Panopsis costaricensis, Prunus brachybotrya, P. cornifolia, Psittacanthus schiedeanus, Quercus bumelioides, Q. cortesii, Q. oocarpa, Rhamnus oreodendron, Rondeletia amoena, R. buddleioides, Roupala glaberrima, Saurauia montana, Senecio multivenius, Solandra brachycalyx, Symplocos bradei, Ticodendron incognitum, Ugni myricoides, Vaccinium poasanum, Verbesina oerstediana, Viburnum stellatotomentosum, Weinmannia pinnata, Zanthoxylum melanostictum,* and *Zinowiewia integerrima.* In general, this cordillera has its



Mapa de la parte central de Costa Rica (Oersted, A. 1863. *L'Amérique centrale.* F. S. Muhle.)

especies de tierras bajas son *Albizia adinocephala, Ardisia revoluta, Brickellia paniculata, Bursera simaruba, Casimiroa sapota, Cecropia peltata, Centrosema pubescens, C. sagittatum, Cupania glabra, Desmodium distortum, Diphysa americana, Gouania polygama, Guettarda macrosperma, Hauya elegans, Lasianthaea fruticosa, Malpighia glabra, Mimosa albida, M. velloziana, Phaseolus lunatus, Pithecoctenium crucigerum, Pogonopus exsertus, Sapindus saponaria, Senna fruticosa, Stylosanthes guianensis, Tabebuia rosea, Trixis inula, Vigna vexillata* y *Xylosma intermedia.*

La vegetación por arriba de 1200–1500 m y hasta aproximadamente 2900 m contiene un patrón relativamente homogéneo y con muchos elementos compartidos con las cordilleras de Tilarán y de Talamanca. Algunos de los elementos más comunes que caracterizan este paisaje son *Alnus acuminata, Brunellia costaricensis, Cavendishia bracteata, Cedrela tonduzii, Centropogon gutierrezii, Citronella costaricensis, Cleyera theoides, Clusia rotundata, Cornus disciflora, Dendropanax latilobus, Deppea grandiflora, Drimys granadensis, Freziera candicans, Fuchsia paniculata, Gaiadendron punctatum, Guettarda crispiflora, Gunnera insignis, Hieronyma oblonga, Ilex lamprophylla, Magnolia poasana, Monnina evonymoides, Monochaetum vulcanicum, Myrcianthes rhopaloides, Myrsine coriacea, M. pittieri, Ocotea endresiana, Oreopanax nicaraguensis, O. xalapensis, Panopsis costaricensis, Prunus brachybotrya, P. cornifolia, Psittacanthus schiedeanus, Quercus bumelioides, Q. cortesii, Q. oocarpa, Rhamnus oreodendron, Rondeletia amoena, R. buddleioides, Roupala glaberrima, Saurauia montana,*

greatest floristic affinity with the Cordillera de Talamanca, which is close and similarly high. This affinity is evidenced by species that are shared with the Talamanca range, but not the northern cordilleras, e.g., *Acaena elongata, Buddleja cordata, Calceolaria irazuensis, C. mexicana, Chusquea foliosa, C. pittieri, C. tonduzii, C. vulcanalis, Clethra pyrogena, Comarostaphylis arbutoides, Corynaea crassa, Cyperus tabina, Escallonia myrtilloides, Hedyosmum mexicanum, Huperzia crassa, H. cuneifolia, H. myrsinites, Larnax sylvarum, Lozanella enantiophylla, Maianthemum gigas, Melpomene moniliformis, Miconia longibracteata, M. schnellii, Morus insignis, Myrcianthes rhopaloides, Myrrhidendron donnellsmithii, Psittacanthus schiedeanus, Quercus bumelioides, Sigesbeckia jorullensis,* and *Vaccinium consanguineum.*

As was indicated above, the Cordillera Central ends abruptly in the tall peaks of Volcán Irazú and Volcán Turrialba, which, in terms of elevation and vegetation, closely approach the Cordillera de Talamanca, just to the south. A few small tracts of the phytogeographically interesting paramo habitat exemplify this similarity to the Talamanca range. However, these have never been considered true paramo, even in recent studies (Gómez P., 1986; Cleef & Chaverri P., 1992; Luteyn, 1999); it is invariably assumed that true paramo is restricted, in Costa Rica, to the Cordillera de Talamanca. The paramos of the Cordillera Central have been very much affected by relatively recent volcanic activity, and their flora has not been well documented, making difficult a comparison with the non-volcanic and much better studied Talamancan paramos. However, numerous differences are expected, if for no other reason than differing geological histories. A few species of typical paramo (in the sense of Luteyn, 1999) shared with the Cordillera de Talamanca and (in some cases) the South American Andes are *Acaena elongata, Ageratina anisochroma, Agrostis tolucensis, Aira caryophyllea, Alchemilla procumbens, Castilleja irasuensis, Cheilanthes lendigera, Coriaria ruscifolia, Dendrophthora*

Vegetation of Volcán Reventado, 2700 m (Oersted, A. 1863. *L'Amérique centrale.* F. S. Muhle.)

Senecio multivenius, Solandra brachycalyx, Symplocos bradei, Ticodendron incognitum, Ugni myricoides, Vaccinium poasanum, Verbesina oerstediana, Viburnum stellatotomentosum, Weinmannia pinnata, Zanthoxylum melanostictum y *Zinowiewia integerrima.* En general, esta cordillera, debido a su mayor elevación y proximidad, tiene más afinidad florística con la Cordillera de Talamanca. Esto lo demuestran algunos elementos que son compartidos con esta última y que no se encuentran en las cordilleras del norte, p. ej., *Acaena elongata, Buddleja cordata, Calceolaria irazuensis, C. mexicana, Chusquea foliosa, C. pittieri, C. tonduzii, C. vulcanalis, Clethra pyrogena, Comarostaphylis arbutoides, Corynaea crassa, Cyperus tabina, Escallonia myrtilloides, Hedyosmum mexicanum, Huperzia crassa, H. cuneifolia, H. myrsinites, Larnax sylvarum, Lozanella enantiophylla, Maianthemum gigas, Melpomene moniliformis, Miconia longibracteata, M. schnellii, Morus insignis, Myrcianthes rhopaloides, Myrrhidendron donnellsmithii, Psittacanthus schiedeanus, Quercus bumelioides, Sigesbeckia jorullensis* y *Vaccinium consanguineum.*

Como indicamos antes, la Cordillera Central culmina abruptamente en dos picos altos (los volcanes Irazú y Turrialba) cuyas elevaciones coinciden con los promedios encontrados en los picos de la Cordillera de Talamanca, y por eso comparten aún más su composición florística con esta última, incluyendo hábitats de gran importancia fitogeográfica como pequeñas muestras de páramo o paramillo. Estas muestras, de hecho, nunca han sido consideradas como páramos, aún por estudios recientes (Gómez P., 1986; Cleef & Chaverri P., 1992; Luteyn, 1999), dado que siempre se asume que los páramos en Costa Rica están restringidos a la Cordillera de Talamanca. Estos sitios de la Cordillera Central han sido muy alterados por la actividad volcánica; además, han recibido poca atención en los estudios florísticos, por lo cual las diferencias y similitudes con los de la Cordillera de Talamanca no se conocen en detalle. Sin embargo, algunas diferencias son de esperar, dado el origen geológico volcánico y de más reciente formación de la Cordillera Central. Algunas especies de páramo (según el concepto de Luteyn, 1999) compartidas con la Cordillera de Talamanca y (en algunos casos) los Andes suramericanos son *Acaena elongata, Ageratina anisochroma, Agrostis tolucensis, Aira caryophyllea, Alchemilla procumbens, Castilleja irasuensis, Cheilanthes lendigera, Coriaria ruscifolia, Dendrophthora squamigera, Dysopsis glechomoides, Eriosorus warscewiczii, Gaultheria erecta, Geranium guatemalense, Huperzia crassa, Isoëtes storkii, Lobelia irazuensis, Lupinus costaricensis, Luzula denticulata, Melpomene moniliformis, Muehlenbeckia tamnifolia, Myrrhidendron donnellsmithii, Myrsine dependens, Orobanche minor, Pernettya prostrata, Rumex acetosella, Senecio oerstedianus, Trisetum tonduzii, Ugni myricoides, Vaccinium consanguineum* y *Valeriana prionophylla.*

La vertiente caribeña de la Cordillera Central, alrededor de los 750 m, comparte muchos elementos con el bosque muy húmedo adyacente de las tierras bajas del Caribe. Es a partir de esta elevación donde se nota un cambio, pues los elementos montanos empiezan a tener más importancia; generalmente esta transición se observa entre 750–

squamigera, Dysopsis glechomoides, Eriosorus warscewiczii, Gaultheria erecta, Geranium guatemalense, Huperzia crassa, Isoëtes storkii, Lobelia irazuensis, Lupinus costaricensis, Luzula denticulata, Melpomene moniliformis, Muehlenbeckia tamnifolia, Myrrhidendron donnellsmithii, Myrsine dependens, Orobanche minor, Pernettya prostrata, Rumex acetosella, Senecio oerstedianus, Trisetum tonduzii, Ugni myricoides, Vaccinium consanguineum, and *Valeriana prionophylla.*

At about 750 m, the Caribbean slope of the Cordillera Central shares much with the adjacent wet lowland forests. The elevational band beginning at approximately 750 m and continuing up to 1250 m is a transitional zone, with a correspondingly attenuated mixture of both lowland and montane elements. Various studies (Hartshorn & Peralta, 1988; Boyle, 1996; Lieberman et al., 1996; Wattenberg et al., 1996) have documented the presence of lowland species up to as high as 1000 m; some such species are *Calophyllum brasiliense, Casearia arborea, Couepia polyandra, Dussia macroprophyllata, Guatteria diospyroides, G. recurvisepala, Hernandia didymantha, Ilex skutchii, Inga sapindoides, Pterocarpus hayesii, Vochysia allenii,* and *V. ferruginea.* Also abundant at this elevation are the arborescent palms *Euterpe precatoria, Geonoma edulis, Iriartea deltoidea,* and *Prestoea acuminata.* According to altitudinal transect data (Boyle, 1996; Lieberman et al., 1996), tree ferns (including such species as *Alsophila imrayana, A. polystichoides, Cyathea caracasana, C. delgadii, C. nigripes, C. onusta, C. wendlandii,* and *Dicksonia sellowiana*) become more diverse and abundant beginning around 750–1000 m elevation. At 1000–2000 m, such important or rare species as *Ilex chiriquensis, Magnolia poasana, Matudaea trinervia, Meriania phlomoides, Metteniusa tessmanniana, Quercus bumelioides,* and *Ticodendron incognitum* have been found. Toward the summits (2600–2750 m), other species are dominant, including *Ardisia pleurobotrya, Brunellia costaricensis, Cavendishia bracteata, Drimys granadensis, Ilex lamprophylla, I. vulcanicola, Oreopanax xalapensis, Schefflera rodriguesiana, Vaccinium poasanum, Viburnum venustum, Weinmannia fagaroides,* and *W. pinnata.*

The diversity recorded by Lieberman et al. (1996) in 1 ha plots (individuals ≥ 10 cm DBH), along an elevational transect (100–2600 m) between the La Selva Biological Station and Volcán Barva, varied from 115 species and 45 families at the lowest elevations to 29 species and 19 families at the highest elevations. The greatest diversity was found from 300 to 500 m, with 149 species in 55 families and 131 species in 55 families, respectively. Meanwhile, Boyle (1996), working in the same region and using plots of 0.1 ha (10 transects of 2 × 50 m, individuals ≥ 2.5 cm DBH) in an altitudinal transect of 500–2750 m, found diversity to vary from 118 species in 51 families at the lower end to 24 species in 17 families at the higher end. Boyle recorded the greatest diversity from 750 to 1000 m, with 128 species in 52 families and 133 species in 53 families, respectively. Even though the results of these two studies are not directly comparable (because of the differences in size of the sampled areas), it is worth noting that the numbers of families and species found between 500 m and 2600–2750 m were not markedly different. These results are also concordant with

1250 m. Varios estudios (Hartshorn & Peralta, 1988; Boyle, 1996; Lieberman et al., 1996; Wattenberg et al., 1996) han documentado la presencia de elementos de tierras bajas hasta ca. 1000 m, tales como *Calophyllum brasiliense, Casearia arborea, Couepia polyandra, Dussia macroprophyllata, Guatteria diospyroides, G. recurvisepala, Hernandia didymantha, Ilex skutchii, Inga sapindoides, Pterocarpus hayesii, Vochysia allenii* y *V. ferruginea.* Además, a esta elevación son comunes las palmas arbóreas *Euterpe precatoria, Geonoma edulis, Iriartea deltoidea* y *Prestoea acuminata.* Según información proveniente de dos transectos altitudinales en esta vertiente (Boyle, 1996; Lieberman et al., 1996), es a partir de 750–1000 m de elevación que los helechos arborescentes (especies como *Alsophila imrayana, A. polystichoides, Cyathea caracasana, C. delgadii, C. nigripes, C. onusta, C. wendlandii* y *Dicksonia sellowiana*) son más diversos y abundantes. Entre 1000–2000 m se han encontrado especies importantes o raras, tales como *Ilex chiriquensis, Magnolia poasana, Matudaea trinervia, Meriania phlomoides, Metteniusa tessmanniana, Quercus bumelioides* y *Ticodendron incognitum.* Hacia la cima (2600–2750 m), dominan otros elementos, como *Ardisia pleurobotrya, Brunellia costaricensis, Cavendishia bracteata, Drimys granadensis, Ilex lamprophylla, I. vulcanicola, Oreopanax xalapensis, Schefflera rodriguesiana, Vaccinium poasanum, Viburnum venustum, Weinmannia fagaroides* y *W. pinnata.*

La diversidad registrada por Lieberman et al. (1996), en parcelas de 1 ha (individuos ≥ 10 cm DAP), a lo largo de un transecto altitudinal (100–2600 m) entre la Estación Biológica La Selva y el Volcán Barva, varió de 115 especies y 45 familias en la parte baja hasta 29 especies y 19 familias en la parte alta. La mayor diversidad se encontró entre los 300 y 500 m, con 149 especies en 55 familias y 131 especies en 55 familias, respectivamente. Mientras que Boyle (1996), trabajando en la misma región y utilizando transectos de 0.1 ha (10 líneas de 2×50 m, individuos ≥ 2.5 cm DAP) en un transecto altitudinal (500–2750 m), encontró que la diversidad varió de 118 spp. y 51 familias en la parte baja hasta 24 spp. y 17 familias en la parte alta. Boyle registró la mayor diversidad entre los 750 y 1000 m, con 128 especies en 52 familias y 133 especies en 53 familias, respectivamente. Aunque los resultados de ambos estudios no son comparables (debido a las diferencias en el área muestreada), vale la pena destacar que las diferencias en el número de familias y especies encontradas entre 500 m y 2600–2750 m por ambos métodos no son tan marcadas. Estos resultados, a su vez, concuerdan con los datos de Gentry (1995), de la misma área geográfica, entre 1900 y 2775 m de elevación, con muestras de 0.1/ha.

En el lado del Caribe, la Cordillera Central está separada de la Cordillera de Talamanca por el valle del Río Reventazón (600–700 m), en el cual existe una mezcla de especies única en toda la vertiente del Caribe. Varias especies ocurren en Costa Rica solamente en este valle, p. ej., *Aechmea aquilega, Licaria multinervis* y *Psychotria viridis,* mientras que otras corresponden al patrón florístico de la costa pacífica con climas húmedos estacionales, p. ej., *Adelia triloba, Amyris pinnata, Anacardium excelsum, Arrabidaea patellifera, A. verrucosa, Brosimum alicastrum, Cheiloclinium cognatum,*

Gentry's (1995) data, from the same geographic area, between 1900 and 2775 m elevation, with 0.1 ha plots.

The Cordillera Central is separated from the Cordillera de Talamanca on the Caribbean slope by the valley of the Río Reventazón, where one finds a unique mixture of species not found anywhere else on that slope. Various species are known in Costa Rica only from this valley, e.g., *Aechmea aquilega, Licaria multinervis,* and *Psychotria viridis,* while others are typical of moist, seasonal climates along the Pacific coast; some species in this latter category are *Adelia triloba, Amyris pinnata, Anacardium excelsum, Arrabidaea patellifera, A. verrucosa, Brosimum alicastrum, Cheiloclinium cognatum, Clarisia racemosa, Coutarea hexandra, Croton skutchii, Eugenia acapulcensis, E. siggersii, Guettarda turrialbana, Hasseltia floribunda, Ipomoea dumosa, Kohleria spicata, Lafoensia punicifolia, Lonchocarpus guatemalensis, Mansoa parvifolia, Nectandra hihua, Odontocarya truncata, Olmedia aspera, Pogonopus exsertus, Poulsenia armata, Pseudobombax septenatum, Pseudolmedia spuria, Saurauia yasicae, Sideroxylon contrerasii, Smilax domingensis, Spondias radlkoferi, Stemmadenia donnell-smithii, Tapirira mexicana, Trichilia martiana, Vernonia triflosculosa, Zapoteca costaricensis,* and *Zuelania guidonia.* As indicated by Herrera (1985), the basin of the Río Reventazón encompasses a broad range of climates, including rather dry conditions in the central and lower part of the valley, where a Pacific-type precipitation regime reigns.

Cordillera de Talamanca

This mountain range, the most massive and extensive in Costa Rica, comprises a broad chain of peaks trending in a northwest-to-southeast direction for 320 km, from near San José and Cartago to beyond the Panamanian border. The major peaks lie along the Continental Divide and include the highest points in the country, ranging in elevation from ca. 1756 m (Cerro Turrubares) to 3819 m (Cerro Chirripó). For more details, see the section on Physical geography in the chapter on The physical environment.

The Cordillera de Talamanca exhibits a great variety of topographic features over a vast area, consisting chiefly of Tertiary marine sediments mixed with plutonic and volcanic rocks of the Upper Miocene (Gómez P., 1986). Reflecting its great age as well as its wide range of altitude and climate and vegetation types, this cordillera has a complex and diverse flora, for which we can here give only a rough picture of the most salient features. The most intensively studied part of this range, floristically and ecologically, has been the Pacific slope, particularly in the area above 2000 m near Cerro de La Muerte and Cerro Chirripó (see, e.g., Kappelle, 1996, 2001).

On the Pacific side of the Cordillera de Talamanca, as in the other cordilleras, a certain number of primarily lowland elements occur up to 1000–1200 m, e.g., *Annona amazonica, Anthodiscus chocoensis, Brosimum guianense, B. lactescens, Calophyllum brasiliense, Casearia arborea, Dussia macroprophyllata, Guapira costaricana, Guat-*

Clarisia racemosa, Coutarea hexandra, Croton skutchii, Eugenia acapulcensis, E. siggersii, Guettarda turrialbana, Hasseltia floribunda, Ipomoea dumosa, Kohleria spicata, Lafoensia punicifolia, Lonchocarpus guatemalensis, Mansoa parvifolia, Nectandra hihua, Odontocarya truncata, Olmedia aspera, Pogonopus exsertus, Poulsenia armata, Pseudobombax septenatum, Pseudolmedia spuria, Saurauia yasicae, Sideroxylon contrerasii, Smilax domingensis, Spondias radlkoferi, Stemmadenia donnell-smithii, Tapirira mexicana, Trichilia martiana, Vernonia triflosculosa, Zapoteca costaricensis y *Zuelania guidonia.* Herrera (1985) indicó que el clima de la cuenca del Río Reventazón tiene una gama variada de condiciones climáticas, con zonas de sequía moderada en las áreas centrales y bajas, donde el régimen pluvial es del tipo Pacífico.

Cordillera de Talamanca

Esta cordillera, la más extensa y masiva en Costa Rica, constituye una cadena de cerros que van en una banda ancha y recta en dirección noroeste a sureste, por 320 km más o menos desde San José y Cartago hasta la frontera con Panamá. Los picos mayores reposan a lo largo de la División Continental e incluyen los más altos del país. El rango de los cerros principales se ubica entre ca. 1756 m (Cerro Turrubares) y 3819 m (Cerro Chirripó). Para más detalles, ver la sección Geografía física en el capítulo El ambiente físico.

Cordillera de Talamanca, Cerro Chirripó (©INBio, foto por Evelio Alfaro, 2001)

Esta es una cordillera de topografía sumamente variable, formada principalmente por materiales sedimentarios marinos del Terciario mezclados con rocas plutónicas y volcánicas del Mioceno Superior (Gómez P., 1986). Debido a su gran antigüedad y grandes rangos altitudinales, climáticos y vegetacionales, su flora es compleja y diversa,

teria diospyroides, Hampea appendiculata, Heterocondylus vitalbae, Humiriastrum diguense, Inga oerstediana, Macrocnemum roseum, Macrolobium costaricense, Marila pluricostata, Miconia schlimii, Ocotea nicaraguensis, Otoba novogranatensis, Panopsis mucronata, Parathesis acostensis, Parkia pendula, Quiina schippii, Symphonia globulifera, Synechanthus warscewiczianus, Tovomita weddelliana, Trema integerrima, Trichospermum galeottii, Virola koschnyi, V. sebifera, Vochysia allenii, and *V. ferruginea.* Some of these, such as *Humiriastrum diguense, Inga oerstediana,* and *Symphonia globulifera,* are found as high as 1700–1800(–2000) m. Nevertheless, the prevalence of such lower-elevation elements at high elevations gradually diminishes as one moves from north to south in Costa Rica, so that in the 1000–2000 m band of the Talamanca range, species characteristic of that band predominate. These include: *Ageratum conyzoides, Alchornea latifolia, Alfaroa williamsii, Alnus acuminata, Baccharis pedunculata, Beilschmiedia alloiophylla, Billia hippocastanum, Brunellia costaricensis, Calatola costaricensis, Calceolaria mexicana, Casearia tacanensis, Cecropia polyphlebia, Cedrela tonduzii, Chamaedorea crucensis, C. parvifolia, Cinchonia pubescens, Citharexylum caudatum, Cleyera theoides, Cornus disciflora, Croton draco, Drimys granadensis, Elaeagia auriculata, Elateriopsis oerstedii, Equisetum bogotense, Ficus caldasiana, F. tuerckheimii, Freziera candicans, F. friedrichsthaliana, Geonoma edulis, Guatteria oliviformis, Hedyosmum bonplandianum, Hieronyma oblonga, Ilex lamprophylla, Inga oerstediana, Justicia angustibracteata, Ladenbergia brenesii, Lippia myriocephala, Lozanella enantiophylla, Macrohasseltia macroterantha, Magnolia poasana, Manekia naranjoana*[2]*, Matudaea trinervia, Mauria heterophylla, Mortoniodendron pentagonum, Morus insignis, Myrsine coriacea, Nasa triphylla, Ocotea stenoneura, Oreopanax xalapensis, Panopsis costaricensis, Phyllanthus anisolobus, Podocarpus oleifolius, Prestoea acuminata, Pseudolmedia mollis, Quercus* spp., *Razisea citrina, Ruagea glabra, Rubus glaucus, R. irasuensis, Rumex obtusifolius, Sanicula liberta, Saurauia montana, Solanum lanceifolium, Sommera donnell-smithii, Sorocea trophoides, Styrax glabrescens, Ticodendron incognitum, Trichilia havanensis, Ulmus mexicana, Verbesina oerstediana, V. tapantiana, V. turbacensis, Viburnum costaricanum, Viola stipularis, Weinmannia pinnata, Wercklea lutea, Zanthoxylum melanostictum,* and *Zapoteca tetragona.*

At somewhat higher elevations in the Cordillera de Talamanca, especially above 2000 m, oak (*Quercus* spp.) forests, known locally as *encinares*, dominate the landscape. There are about six species of *Quercus* in this cordillera, the most common being *Q. bumelioides* and *Q. costaricensis.* Studies of the arboreal physiognomy of these forests show that *Quercus* spp. account for 76% of individuals greater than 25 cm DBH and 93% of individuals greater than 45 cm DBH (Blaser, in Stadtmüller, 1987). Depending upon elevation and other factors, a particular species of *Quercus* may domi-

---

[2] **Manekia naranjoana** (C. DC.) Ricardo Callejas, comb. nov. *Piper naranjoanum* C. DC., Linnaea 37: 363. 1872; *Sarcorhachis naranjoana* (C. DC.) Trel.

por lo que sólo daremos unas pinceladas sobre sus rasgos más sobresalientes. La vegetación de la vertiente del Pacífico es la que ha recibido mayores estudios (florísticos, ecológicos, etc.), principalmente en las inmediaciones de los cerros de La Muerte y Chirripó, y especialmente arriba de 2000 m. Estas localidades han sido objeto de un amplio y detallado estudio (ver, p. ej., Kappelle, 1996, 2001).

Por el lado pacífico de la Cordillera de Talamanca, al igual que en las otras cordilleras, un cierto número de elementos de tierras bajas ascienden hasta 1000–1200 m, p. ej., *Annona amazonica, Anthodiscus chocoensis, Brosimum guianense, B. lactescens, Calophyllum brasiliense, Casearia arborea, Dussia macroprophyllata, Guapira costaricana, Guatteria diospyroides, Hampea appendiculata, Heterocondylus vitalbae, Humiriastrum diguense, Inga oerstediana, Macrocnemum roseum, Macrolobium costaricense, Marila pluricostata, Miconia schlimii, Ocotea nicaraguensis, Otoba novogranatensis, Panopsis mucronata, Parathesis acostensis, Parkia pendula, Quiina schippii, Symphonia globulifera, Synechanthus warscewiczianus, Tovomita weddelliana, Trema integerrima, Trichospermum galeottii, Virola koschnyi, V. sebifera, Vochysia allenii* y *V. ferruginea.* Algunas de estas, como *Humiriastrum diguense, Inga oerstediana* y *Symphonia globulifera,* ascienden hasta 1700–1800 (–2000) m. Sin embargo, consideramos que la cantidad de elementos de tierras bajas que ascienden hacia las partes medias de las cordilleras disminuye paulatinamente de norte a sur en Costa Rica, es decir, en esta cordillera tales elementos están menos representados y esa banda de elevación de 1000–2000 m más bien está dominada por elementos característicos de la misma, p. ej.: *Ageratum conyzoides, Alchornea latifolia, Alfaroa williamsii, Alnus acuminata, Baccharis pedunculata, Beilschmiedia alloiophylla, Billia hippocastanum, Brunellia costaricensis, Calatola costaricensis, Calceolaria mexicana, Casearia tacanensis, Cecropia polyphlebia, Cedrela tonduzii, Chamaedorea crucensis, C. parvifolia, Cinchonia pubescens, Citharexylum caudatum, Cleyera theoides, Cornus disciflora, Croton draco, Drimys granadensis, Elaeagia auriculata, Elateriopsis oerstedii, Equisetum bogotense, Ficus caldasiana, F. tuerckheimii, Freziera candicans, F. friedrichsthaliana, Geonoma edulis, Guatteria oliviformis, Hedyosmum bonplandianum, Hieronyma oblonga, Ilex lamprophylla, Inga oerstediana, Justicia angustibracteata, Ladenbergia brenesii, Lippia myriocephala, Lozanella enantiophylla, Macrohasseltia macroterantha, Magnolia poasana, Manekia naranjoana, Matudaea trinervia, Mauria heterophylla, Mortoniodendron pentagonum, Morus insignis, Myrsine coriacea, Nasa triphylla, Ocotea stenoneura, Oreopanax xalapensis, Panopsis costaricensis, Phyllanthus anisolobus, Podocarpus oleifolius, Prestoea acuminata, Pseudolmedia mollis, Quercus* spp., *Razisea citrina, Ruagea glabra, Rubus glaucus, R. irasuensis, Rumex obtusifolius, Sanicula liberta, Saurauia montana, Solanum lanceifolium, Sommera donnell-smithii, Sorocea trophoides, Styrax glabrescens, Ticodendron incognitum, Trichilia havanensis, Ulmus mexicana, Verbesina oerstediana, V. tapantiana, V. turbacensis, Viburnum costari-*

nate, or one or more species may co-occur, creating "oak communities" (Kappelle, 1996) or "oak zones" (Blaser & Camacho, 1991).

Above 2000 m, the diversity of woody plants decreases from 349 species in 82 families, at 2000 m, to 74 species in 34 families, at 3200 m. The principal families that dominate within this elevational range are Araliaceae, Asteraceae, Ericaceae, Lauraceae, Melastomataceae, Myrsinaceae, Poaceae, Rosaceae, and Rubiaceae (Kappelle & Zamora, 1995). Ferns and fern allies are particularly important in the elevational range of 2000–3491 m, where the principal genera are *Asplenium, Blechnum, Elaphoglossum, Grammitis* sensu lato, *Lycopodium* sensu lato, and *Polypodium* sensu lato. In Chirripó National Park, their greatest diversity is found at 2200–2500 m and at 3000–3200 m; tree ferns appear to be concentrated within the 2300–2700 m band. Ferns account for as much as 19.6% of the total of 626 species registered from the park, dicots and monocots for 61.5 and 18.6%, respectively. Among the phanerogamic herbs, *Epidendrum* (Orchidaceae) and *Peperomia* (Piperaceae) are the most diverse genera (Kappelle & Gómez P., 1992; Kappelle et al., 2000).

In addition to *Quercus* spp., other elements that characterize the landscape of this mountain range are *Abatia parviflora, Ageratina anisochroma, Alfaroa costaricensis, Alnus acuminata, Berberis nigricans, Bidens reptans, Billia hippocastanum, Bomarea acutifolia, Brunellia costaricensis, Buddleja nitida, Calceolaria irazuensis, Cedrela tonduzii, Centropogon costaricae, Cestrum warscewiczii, Chusquea* spp. (ca. 13), *Cirsium mexicanum, C. subcoriaceum, Clethra gelida, Cleyera theoides, Comarostaphylis arbutoides, Conyza bonariensis, Cornus disciflora, Desfontainia splendens, Drimys granadensis, Escallonia myrtilloides, Freziera candicans, Fuchsia microphylla, Gaiadendron punctatum, Garrya laurifolia, Geranium guatemalense, Gunnera insignis, G. talamancana, Hemichaena fruticosa, Hesperomeles heterophylla, Hieronyma ob-*

Escallonia myrtilloides

canum, Viola stipularis, Weinmannia pinnata, Wercklea lutea, Zanthoxylum melanostictum y *Zapoteca tetragona.*

A elevaciones algo más altas en la Cordillera de Talamanca, especialmente por encima de 2000 m, los bosques de roble (*Quercus* spp.), conocidos también como encinares, dominan el paisaje. En esta cordillera hay aproximadamente seis especies de *Quercus,* aunque en general existe un predominio de *Q. bumelioides* y *Q. costaricensis.* Estudios de la estructura arbórea de estos bosques indican que existe una abundancia relativa de *Quercus* spp. del 76% entre los individuos mayores de 25 cm DAP, y del 93% entre los individuos mayores de 45 cm DAP (Blaser, en Stadtmüller, 1987). El predominio de una u otra especie varía con la elevación y, según la asociación con otras especies, conforma "comunidades" (Kappelle, 1996) o "zonas de robles" (Blaser & Camacho, 1991).

A partir de 2000 m, la diversidad de las plantas leñosas disminuye desde 349 especies en 82 familias, a 2000 m, hasta 74 especies en 34 familias, a 3200 m. Las principales familias que dominan dentro de este rango altitudinal son Araliaceae, Asteraceae, Ericaceae, Lauraceae, Melastomataceae, Myrsinaceae, Poaceae, Rosaceae y Rubiaceae (Kappelle & Zamora, 1995). Los helechos y sus aliados llegan a ser un grupo importante en este rango de elevación (2000–3491 m), y los principales géneros son *Asplenium, Blechnum, Elaphoglossum, Grammitis* sensu lato, *Lycopodium* sensu lato y *Polypodium* sensu lato. En el Parque Nacional Chirripó, la diversidad más alta se ha encontrado entre 2200–2500 m y 3000–3200 m; los helechos arborescentes parecen estar concentrados en el rango de 2300–2700 m. Los helechos representan hasta 19.6% del total de 626 especies registradas del parque, mientras dicotiledóneas y monocotiledóneas representan 61.5% y 18.6%, respectivamente. Entre las hierbas fanerogámicas, *Epidendrum* (Orchidaceae) y *Peperomia* (Piperaceae) son los géneros más diversos (Kappelle & Gómez P., 1992; Kappelle et al., 2000).

Además de las *Quercus* spp., otros elementos que caracterizan el paisaje de esta cordillera son *Abatia parviflora, Ageratina anisochroma, Alfaroa costaricensis, Alnus acuminata, Berberis nigricans, Bidens reptans, Billia hippocastanum, Bomarea acutifolia, Brunellia costaricensis, Buddleja nitida, Calceolaria irazuensis, Cedrela tonduzii, Centropogon costaricae, Cestrum warscewiczii, Chusquea* spp. (ca. 13), *Cirsium mexicanum, C. subcoriaceum, Clethra gelida, Cleyera theoides, Comarostaphylis arbutoides, Conyza bonariensis, Cornus disciflora, Desfontainia splendens, Drimys granadensis, Escallonia myrtilloides, Freziera candicans, Fuchsia microphylla, Gaiadendron punctatum, Garrya laurifolia, Geranium guatemalense, Gunnera insignis, G. talamancana, Hemichaena fruticosa, Hesperomeles heterophylla, Hieronyma oblonga, Holcus lanatus, Holodiscus argenteus, Jungia ferruginea, Leandra subseriata, Lippia myriocephala, Lupinus costaricensis, L. valerioi, Macleania rupestris, Magnolia poasana, M. sororum, Mahonia paniculata, Maytenus woodsonii, Miconia dolichopoda, M. schnellii, M. tonduzii, Monnina evonymoides, Monochaetum amabile, Morella cerifera, Muehlenbeckia tamnifolia, Myrsine coriacea, M. pellucidopunctata,*

longa, Holcus lanatus, Holodiscus argenteus, Jungia ferruginea, Leandra subseriata, Lippia myriocephala, Lupinus costaricensis, L. valerioi, Macleania rupestris, Magnolia poasana, M. sororum, Mahonia paniculata, Maytenus woodsonii, Miconia dolichopoda, M. schnellii, M. tonduzii, Monnina evonymoides, Monochaetum amabile, Morella cerifera, Muehlenbeckia tamnifolia, Myrsine coriacea, M. pellucidopunctata, Nasa speciosa, Ocotea calophylla, Oreopanax xalapensis, Orthrosanthus chimboracensis, Persea vesticula, Phytolacca rugosa, Plantago australis, Prumnopitys standleyi, Prunus fortunensis, Pteridium arachnoideum, Rhamnus oreodendron, Rubus irasuensis, Sapium pachystachys, Satyria warscewiczii, Senecio costaricensis, S. multivenius, Solanum storkii, Styrax argenteus, Symplocos serrulata, Trifolium repens, Ulmus mexicana, Vaccinium consanguineum, Viburnum costaricanum, Weinmannia fagaroides, and *Wigandia urens.*

Two habitats of great ecological, phytogeographical, taxonomic, and scenic importance that also confer a unique physiognomic character to the Talamanca range are bogs and paramos. The bogs, distributed from ca. 2100 to 3000 m and featuring swampy soils and ponds with high organic matter, harbor a number of species specific to this habitat, most conspicuously the endemic *Puya dasylirioides* (Bromeliaceae), associated with the moss *Sphagnum.* Other species associated particularly with these bogs include *Blechnum buchtienii, Laestadia costaricensis, Orthrosanthus chimboracensis, Paepalanthus costaricensis, P. dendroides, P. pilosus, Senecio firmipes, Xyris nigrescens,* and *X. subulata.* Standley (1937b) considered that the combination *Puya-Blechnum* gave this habitat an almost supernatural appearance.

Paramos, the existence of which in Costa Rica was denied by Wercklé (1909), were first discussed by Standley (1937b), who proclaimed them as one of Costa Rica's most interesting floristic regions. Subsequently, they were studied and documented in more detail by Weber (1958, 1959), Gómez P. (1986), and Cleef & Chaverri (1992), among others. In Costa Rica, paramo habitat is mostly found above 3300 m, and contains a number of species that are interesting for being more frequent there than elsewhere, such as *Abatia parviflora, Buddleja nitida, Clethra gelida, Comarostaphylis arbutoides, Desfontainia splendens, Escallonia myrtilloides, Garrya laurifolia, Hesperomeles heterophylla, Holodiscus argenteus, Mahonia volcania, Morella cerifera, Myrrhidendron donnell-smithii, Myrsine dependens, Ugni myricoides,* and *Vaccinium consanguineum.* The paramo is dominated by the bamboo *Chusquea subtessellata* and other shrubby species (some endemic*), such as *Arcytophyllum lavarum, A. muticum, Chaetolepis cufodontisii**, *Diplostephium costaricense**, *Hypericum cardonae, H. costaricense, H. irazuense, Pernettya prostrata, Senecio andicola, S. firmipes**, and *Vaccinium consanguineum.* Also, some genera with herbaceous species, such as *Westoniella* (Asteraceae), endemic to the paramos of Costa Rica (5 spp., 4 endemic) and Panama (2 spp.), and *Jamesonia* (Pteridaceae), most diverse in Andean South America, have their northern limit in the paramos of Costa Rica. Above 3500 m in Costa Rica, the paramo vegetation is dominated by mosses and lichens; this association is sometimes referred to as "superparamo."

Nasa speciosa, Ocotea calophylla, Oreopanax xalapensis, Orthrosanthus chimboracensis, Persea vesticula, Phytolacca rugosa, Plantago australis, Prumnopitys standleyi, Prunus fortunensis, Pteridium arachnoideum, Rhamnus oreodendron, Rubus irasuensis, Sapium pachystachys, Satyria warscewiczii, Senecio costaricensis, S. multivenius, Solanum storkii, Styrax argenteus, Symplocos serrulata, Trifolium repens, Ulmus mexicana, Vaccinium consanguineum, Viburnum costaricanum, Weinmannia fagaroides y *Wigandia urens.*

Dos hábitats de gran importancia ecológica, fitogeográfica, taxonómica y escénica, que además le confieren un carácter fisonómico único al paisaje de esta cordillera, son las turberas y los páramos. Las turberas, que se distribuyen entre los 2100 y 3000 m aproximadamente y poseen suelos pantanosos y aguas con alto contenido de materia orgánica, albergan especies restringidas a este hábitat, más conspicuamente la endémica piñuela *Puya dasylirioides* (Bromeliaceae), asociada con el musgo *Sphagnum.* Algunas otras especies particulares de las turberas son *Blechnum buchtienii, Laestadia costaricensis, Orthrosanthus chimboracensis, Paepalanthus costaricensis, P. dendroides, P. pilosus, Senecio firmipes, Xyris nigrescens* y *X. subulata.* Standley (1937b) indicó que la combinación *Puya-Blechnum* le daba a este ambiente una apariencia casi sobrenatural.

Los páramos, cuya existencia en Costa Rica fue negada por Wercklé (1909), fueron comentados por primera vez por Standley (1937b), quien indicó que constituían una de las regiones florísticas más interesantes de Costa Rica. Posteriormente fueron estudiados y documentados con más detalle por Weber (1958, 1959), Gómez P. (1986) y Cleef & Chaverri (1992), entre otros. En Costa Rica, el páramo se encuentra, por lo general, arriba de los 3300 m, y contiene una cantidad de elementos importantes por su frecuencia, tales como *Abatia parviflora, Buddleja nitida, Clethra gelida, Comarostaphylis arbutoides, Desfontainia splendens, Escallonia myrtilloides, Garrya laurifolia, Hesperomeles heterophylla, Holodiscus argenteus, Mahonia volcania, Morella cerifera, Myrrhidendron donnellsmithii, Myrsine dependens, Ugni myricoides* y *Vaccinium consanguineum.* El páramo como tal está dominado por el bambú *Chusquea subtessellata* y otras especies arbustivas (algunas endémicas*), como *Arcytophyllum lavarum, A. muticum, Chaetolepis cufodontisii**, *Diplostephium costaricense**, *Hypericum cardonae, H. costaricense, H. irazuense, Pernettya prostrata, Senecio andicola, S. firmipes** y *Vaccinium consanguineum.* Además, algunos géneros con especies herbáceas, como *Westoniella* (Asteraceae), endémico de los páramos de Costa Rica (5 spp., 4 endémicas) y Panamá (2 spp.), y *Jamesonia* (Pteridaceae), más diverso en los Andes suramericanos, encuentran su límite norte en estos páramos. Por encima de 3500 m en Costa Rica, la vegetación del páramo se compone principalmente de musgos y líquenes; esta asociación a veces se denomina el "superpáramo".

Los páramos de Costa Rica cubren un área de unas 64,000 ha (Cleef & Chaverri, 1992). El páramo de mayor tamaño se encuentra en el macizo del Cerro Chirripó y tiene aproximadamente 7250 ha, lo cual representa 14.5% del área del Parque Nacional

The Costa Rican paramos cover a total area of some 64,000 ha (Cleef & Chaverri, 1992). The largest paramo is found on the massif of Cerro Chirripó and covers about 7250 ha, accounting for 14.5% of the total area of Chirripó National Park (Kappelle, 1993). In terms of climate (seasonal, with a marked dry season and under the influence of trade winds from the northeast), the Costa Rican paramos are related to those of the northern Andes of Venezuela and the Sierra Nevada de Santa Marta in northern Colombia (Luteyn, 1999). Luteyn (1999) indicated that the paramo habitat attains its westernmost geographical distribution on Cerro de La Muerte, i.e., that it is at its extreme Central American limit there. Various recent studies (e.g., Cleef & Chaverri, 1992; Kappelle et al., 1992; Luteyn, 1999) have corroborated the details of the phytogeographic relationship between the Cordillera de Talamanca (particularly its highest parts) and Andean South America, previously suggested by Standley (1937b). An analysis of the genera in the Talamancas (Kappelle et al., 1992) concluded that they have two principal origins, tropical (75%) and temperate (17%), plus 8% cosmopolitan. Some of the temperate genera are northern (holarctic) in origin, including *Alnus, Berberis, Chimaphila, Cirsium, Comarostaphylis, Cornus, Holodiscus, Morella, Prunus, Quercus, Rhamnus, Romanschulzia, Vaccinium,* and *Viburnum;* others are of southern (austral-antarctic) origin, e.g., *Acaena, Desfontainia, Drimys, Escallonia, Fuchsia, Gaiadendron, Muehlenbeckia, Nertera, Pernettya, Podocarpus, Prumnopitys, Ugni,* and *Weinmannia* (Cleef & Chaverri, 1992; Kappelle et al., 1992). The genera of tropical (essentially Andean) origin include *Arcytophyllum, Greigia, Jamesonia,* and *Puya.* See also the sections on Geology in the chapter on The physical environment, and Origin of the flora, in the present chapter.

This phytogeographical relationship was also supported by a comparison (Islebe & Kappelle, 1994) of the generic floras of the subalpine forests of Guatemala (3150–3800 m) and Costa Rica (3100–3500 m). This study indicated that nearly 30% of the total of 178 genera is shared between these two floras. Guatemala has more temperate elements (60%), mostly widely distributed herbs, while Costa Rica has more tropical elements (48%), a relatively high percentage (26%) of which are trees (only *Buddleja* in Guatemala), with fewer herbs of temperate origin.

Toward the south, along the Continental Divide, the Cordillera de Talamanca gradually diminishes in elevation approaching the border with Panama. Noteworthy are some characteristic elements of the 2400–3000 m elevational band, such as *Anthurium chiriquense**, *Begonia brevicyma**, *B. parviflora**, *Blechnum buchtienii, Cobaea minor**, *Desfontainia splendens, Greigia columbiana**, *G. sylvicola**, *Gunnera insignis, G. talamancana**, *Gonocalyx megabracteolatus**, *Maytenus woodsonii, Quercus* spp., and *Wimmeria sternii**. The species marked with an asterisk (*) are restricted, in Costa Rica, to this southern region, thus distinguishing its flora. Standing out above this gradient, Cerro Kámuk, on the Caribbean slope and at 3549 m (higher than the nearby divide), harbors a small paramo with species such as *Agrostis bacillata, A. subpatens, Arcytophyllum lavarum, Castilleja irasuensis, C. talamancensis, Chionolaena costaricensis,*

Páramo, macizo de Chirripó (©INBio, foto por Evelio Alfaro, 2001)

Chirripó (Kappelle, 1993). Por su clima (estacional con marcada estación seca e influenciado por los vientos alisios del noreste), los páramos de Costa Rica se relacionan con los del norte de los Andes venezolanos y la Sierra Nevada de Santa Marta en el norte de Colombia (Luteyn, 1999). Luteyn (1999) señaló, además, que el páramo del Cerro de La Muerte es el que tiene una distribución geográfica más al oeste, es decir que llega a ser el límite de este hábitat en el continente. Varios estudios recientes (p. ej., Cleef & Chaverri, 1992; Kappelle et al., 1992; Luteyn, 1999) han corroborado en detalle la relación fitogeográfica de esta cordillera (en especial de las partes altas) con los Andes suramericanos, tal y como señaló Standley (1937b). Un análisis de los géneros en la Cordillera de Talamanca (Kappelle et al., 1992) concluyó que tienen dos orígenes principales, tropical (75%) y templado (17%), más 8% cosmopolita. Algunos géneros importantes de origen templado llegaron del norte (holártica), p. ej., *Alnus, Berberis, Chimaphila, Cirsium, Comarostaphylis, Cornus, Holodiscus, Morella, Prunus, Quercus, Rhamnus, Romanschulzia, Vaccinium* y *Viburnum;* otros llegaron del sur (austral-antártica), p. ej., *Acaena, Desfontainia, Drimys, Escallonia, Fuchsia, Gaiadendron, Muehlenbeckia, Nertera, Pernettya, Podocarpus, Prumnopitys, Ugni* y *Weinmannia* (Cleef & Chaverri, 1992; Kappelle et al., 1992). Entre los géneros de origen tropical (casi estrictamente andino) figuran *Arcytophyllum, Greigia, Jamesonia* y *Puya.* Ver también las secciones Geología, en el capítulo sobre El ambiente físico, y Origen de la flora, en este capítulo.

La anterior relación fitogeográfica se comprobó, además, al hacer una comparación entre la flora genérica vascular de los bosques subalpinos de Guatemala (3150–3800 m) y de Costa Rica (3100–3500 m), cuyo resultado indicó que casi el 30% (de los 178 géneros) es compartido entre ambos países (Islebe & Kappelle, 1994). Guatemala cuenta con un mayor número de elementos templados (60%), principalmente hierbas de distribución templada amplia, mientras que Costa Rica tiene un mayor número de

Festuca herrerae, Halenia aquilegiella, Hesperomeles heterophylla, Hieracium sphagnicola, Hypericum costaricense, H. irazuense, Myrrhidendron donnellsmithii, Niphogeton chirripoi, and *Pernettya prostrata.*

The Caribbean slope of the Cordillera de Talamanca has been poorly explored floristically, in part for its isolation but also due to legal considerations, because a large portion of its territory lies within Amerindian reservations. In the highest parts (2000–3300 m), in the vicinity of Chirripó National Park, two floristic studies concluded that some species are restricted to one or the other of the two slopes, although the majority are shared (see Kappelle, 1992; Kappelle & Gómez P., 1992). Various important montane elements were also documented in the 1000–2000 m range on the Caribbean slope, including *Alfaroa costaricensis, Alzatea verticillata, Blechnum fragile, Celastrus vulcanicola, Cybianthus costaricanus, Gonocalyx almedae, Gordonia brandegeei, Greigia sylvicola, Ilex chiriquensis, Licania jefensis, Magnolia poasana, M. sororum, Microtropis occidentalis, Notopleura pithecobia, Ocotea austinii, Phyllonoma tenuidens, Podocarpus oleifolius, Prestoea acuminata, Rondeletia buddleioides, Ruagea glabra, Senecio multivenius, Styrax argenteus,* and *Zanthoxylum melanostictum.* The mere presence of genera such as *Alfaroa, Alzatea, Gordonia, Greigia, Magnolia, Nyssa* (Hammel & Zamora, 1990), *Phyllonoma, Podocarpus,* and *Styrax* reflects a mixture of elements from widely disparate geographic origins. The majority of these, as well as a major portion of the species recently reported as new to science or new to the country, are found at middle elevations (1000–2000 m).

Nyssa talamancana

In summary, the cordilleras present a rich and diverse flora even at their highest elevations (as in the paramos), and their middle elevations harbor much of the most important flora of the country, taxonomically and phytogeographically. The suggested limits of this most diverse elevational band vary. For the Pacific slope, Fournier O. (1969) proposed a (700–)1000–1500 m band; later, Gómez P. (1986) suggested an 800–1500 m band, and for the Caribbean slope, a 500–1500 m band. Results from recent studies, using quantitative methods (plots and transects) within a single region on the Caribbean slope (Braulio Carrillo National Park), show that the most diverse elevational band can vary according to the sampling method used. Lieberman et al. (1996), using 1 ha plots, found the highest diversity at 300 m elevation, while Boyle (1996), using 0.1 ha transects, delimited the 750–1000 m band as that of peak diversity. This suggests that more studies are needed, using quantitative methods, in order to better delimit the most diverse elevation, which must also vary according to the slope and the

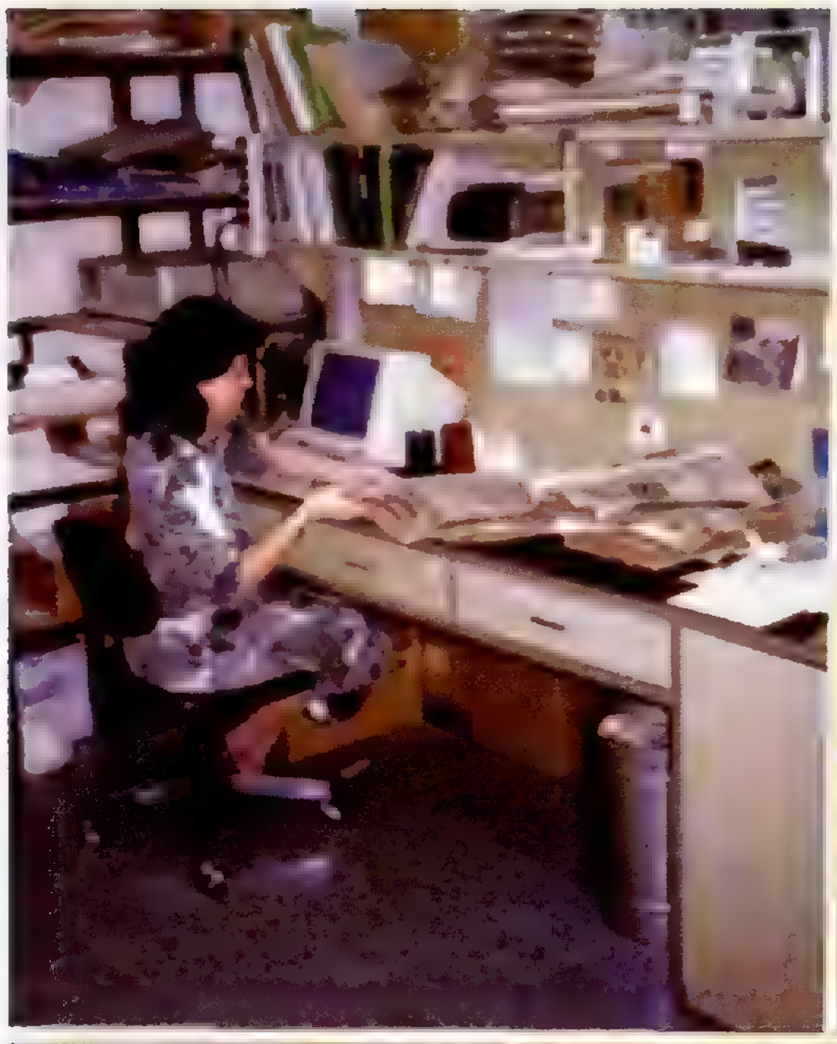
elementos tropicales (48%), de los cuales un porcentaje relativamente alto (26%) son árboles (en Guatemala sólo *Buddleja*), y las hierbas de origen templado son menos.

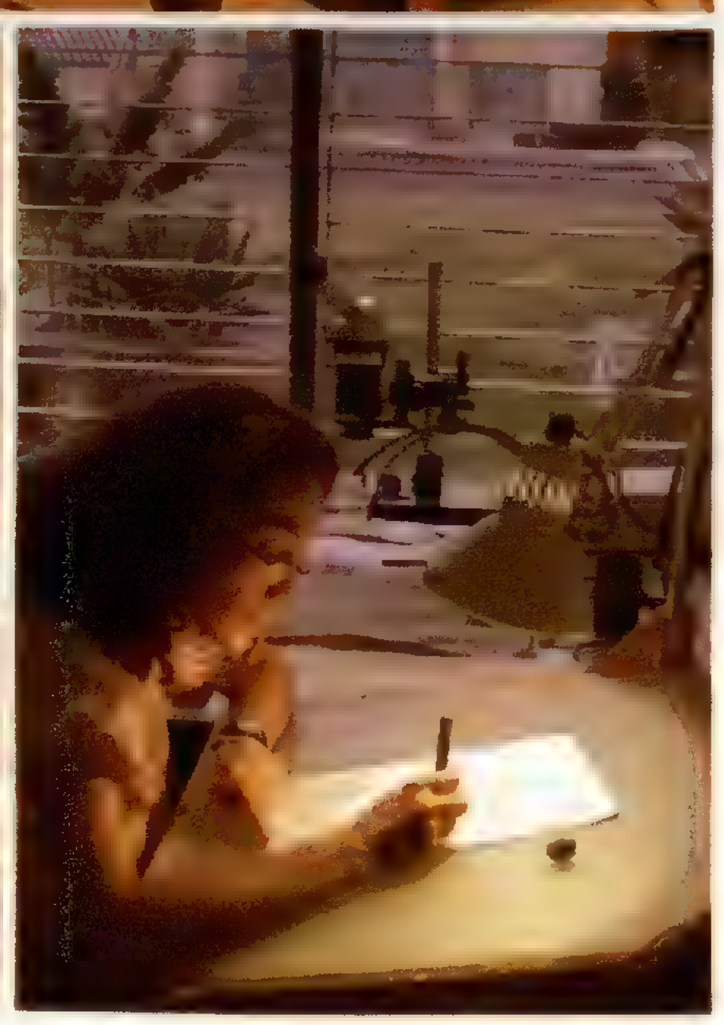
Hacia el sur, a través de la División Continental, la Cordillera de Talamanca va disminuyendo paulatinamente en elevación hasta la frontera con Panamá. Es notable la presencia de algunos elementos característicos de la banda de elevación 2400–3000 m, como *Anthurium chiriquense**, *Begonia brevicyma**, *B. parviflora**, *Blechnum buchtienii, Cobaea minor**, *Desfontainia splendens, Greigia columbiana**, *G. sylvicola**, *Gunnera insignis, G. talamancana**, *Gonocalyx megabracteolatus**, *Maytenus woodsonii, Quercus* spp. y *Wimmeria sternii**. Las especies con asterisco (*) están restringidas en Costa Rica hasta el momento a esta parte sur, marcando ya algunas diferencias en la composición. La excepción la constituye el Cerro Kámuk, que está ubicado más hacia la vertiente del Caribe y con mayor elevación (3549 m) que la división cercana; además, alberga una pequeña porción de páramo en su cima, con especies como *Agrostis bacillata, A. subpatens, Arcytophyllum lavarum, Castilleja irasuensis, C. talamancensis, Chionolaena costaricensis, Festuca herrerae, Halenia aquilegiella, Hesperomeles heterophylla, Hieracium sphagnicola, Hypericum costaricense, H. irazuense, Myrrhidendron donnellsmithii, Niphogeton chirripoi* y *Pernettya prostrata.*

La vertiente caribeña de la Cordillera de Talamanca ha sido poco explorada desde el punto de vista florístico, principalmente por problemas de acceso y legales, pues en la mayor parte de su territorio hay reservas indígenas. En la parte alta (2000–3300 m), en los alrededores del Parque Nacional Chirripó, dos estudios florísticos concluyeron que existe un porcentaje similar de especies restringidas a una u otra vertiente, aunque la mayoría de las especies son compartidas (ver Kappelle, 1992; Kappelle & Gómez P., 1992). Además, se ha podido documentar la presencia de varios elementos montanos importantes entre 1000–2000 m en la vertiente Caribe, p. ej., *Alfaroa costaricensis, Alzatea verticillata, Blechnum fragile, Celastrus vulcanicola, Cybianthus costaricanus, Gonocalyx almedae, Gordonia brandegeei, Greigia sylvicola, Ilex chiriquensis, Licania jefensis, Magnolia poasana, M. sororum, Microtropis occidentalis, Notopleura pithecobia, Ocotea austinii, Phyllonoma tenuidens, Podocarpus oleifolius, Prestoea acuminata, Rondeletia buddleioides, Ruagea glabra, Senecio multivenius, Styrax argenteus* y *Zanthoxylum melanostictum.* La sola presencia de géneros como *Alfaroa, Alzatea, Gordonia, Greigia, Magnolia, Nyssa* (Hammel & Zamora, 1990), *Phyllonoma, Podocarpus* y *Styrax* indica una amplia mezcla de elementos de diferentes orígenes fitogeográficos. La mayoría de ellos, así como las especies recién descritas como nuevas y los registros nuevos, provienen de la banda media de elevación (1000–2000 m).

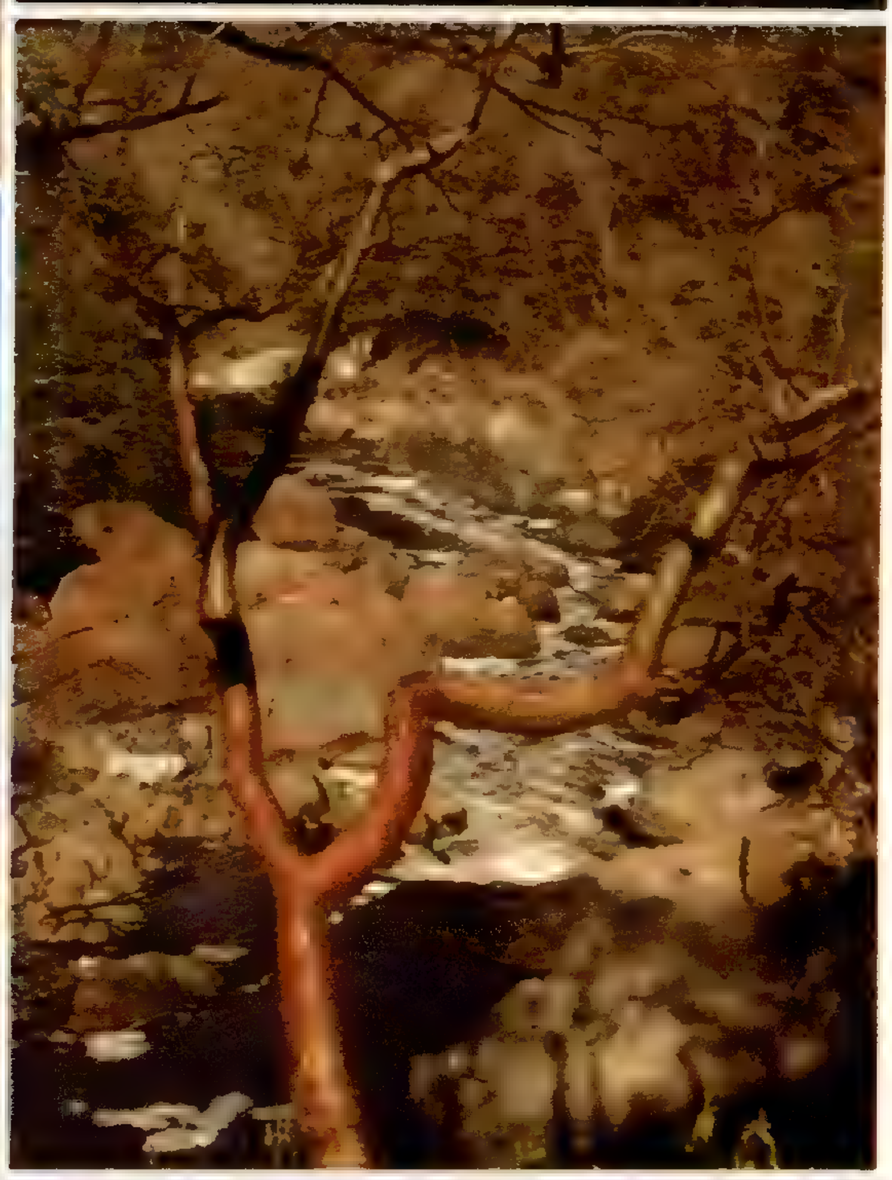
En resumen, la vegetación de las cordilleras no sólo es rica y diversa aún en sus partes más altas (como los páramos), sino que sus elevaciones medias contienen la flora de mayor importancia taxonómica y fitogeográfica de Costa Rica. Los límites sugeridos para esta banda altitudinal florísticamente más diversa del país varían; p. ej., para la vertiente del Pacífico, Fournier O. (1969) propuso de (700–)1000 a 1500 m y después Gómez P. (1986) sugirió de 800 a 1500 m, y para la vertiente del Caribe de 500 a

Rafael Robles, Quebrada Molinete, P.N. Braulio Carrillo (1988); Luis Flores, Museo Nacional (1988); Rafael Chacón, Museo Nacional (1988); Museo Nacional (1990); Gerardo Herrera, Quebrada Molinete (1988); José Solano en el curso de parataxónomos, Estación Cacao (1989); Marvin Ramírez, Reinaldo Aguilar y Petrona Ríos en el curso de parataxónomos, Estación Pitilla (1989).

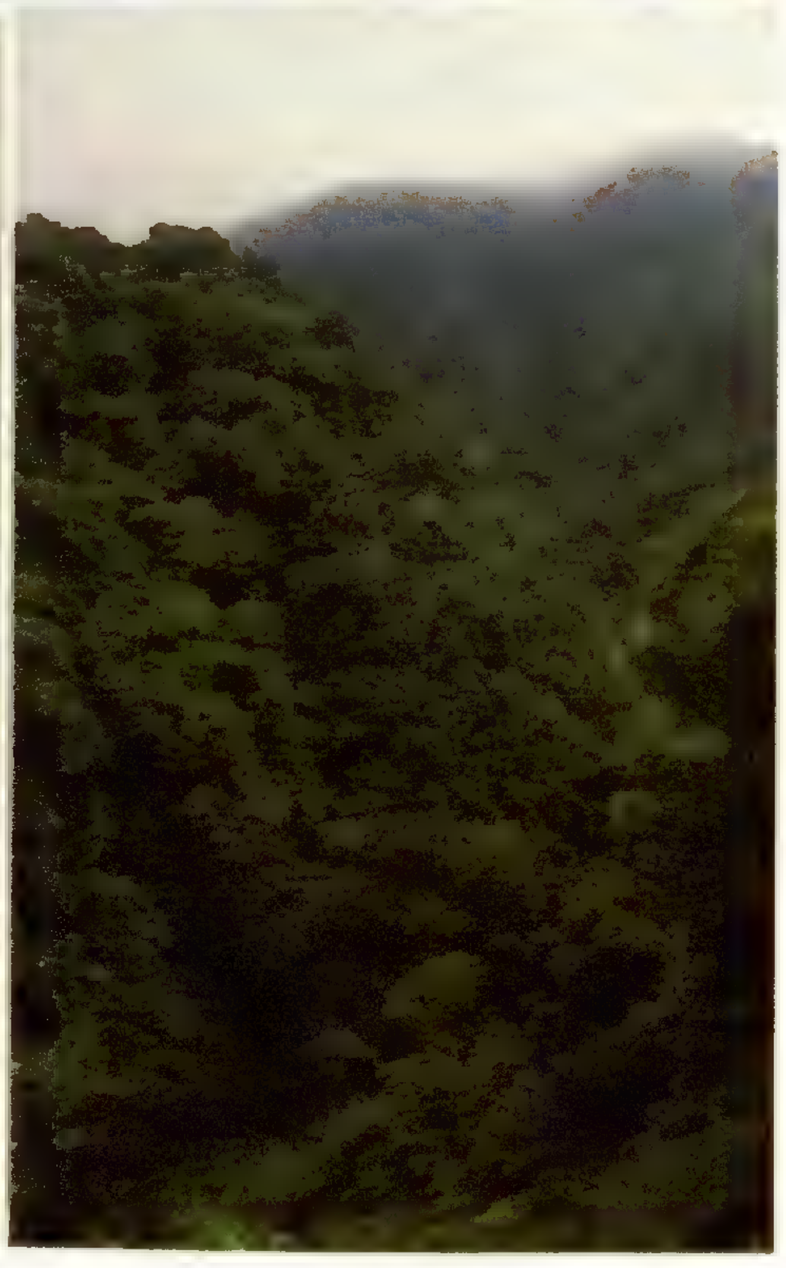




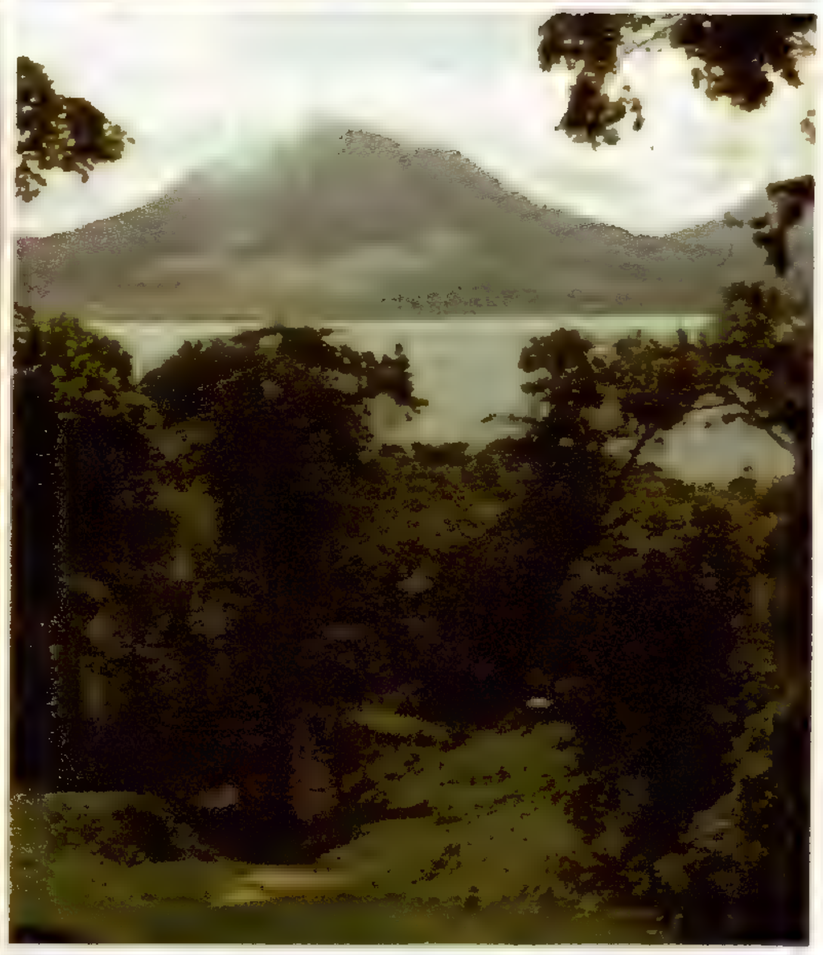
Cecilia Herrera, INBio (1989); colaboradores Paul y Hiltje Maas, Sarapiquí (1991); equipo para bajar muestras de árboles (©R. Aguilar);
Álvaro Fernández, Nelson Zamora, Michael Grayum y Gerardo Herrera en el curso de parataxónomos, Golfito (1992); Pat Raven, Peter Raven, Jack Thomas y Rodrigo Gámez en INBioparque (2003);
Reinaldo Aguilar, Península de Osa (1994, ©R. Aguilar); colaboradora Lucinda McDade, INBio (2003); Silvia Troyo, INBio (2004).



Valle Central desde Santa Ana (2001); Cerro Chirripó, desde Cerro Buena Vista (1992);
Volcán Arenal y Llanura de San Carlos, desde vecindad de Quesada (1986); *Bursera simaruba,* Río Grande de Tárcoles por San Pablo (2003);
Fila La Penca, Península de Santa Elena (2003, ©J.F. Morales); Cerro Caraigres (2003).

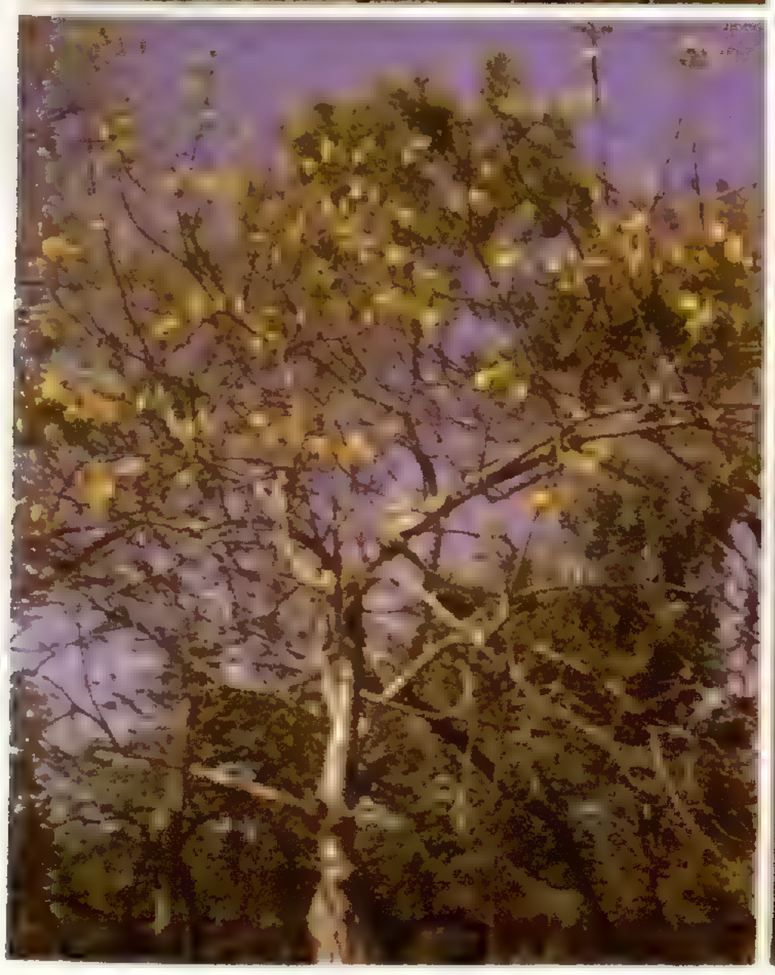


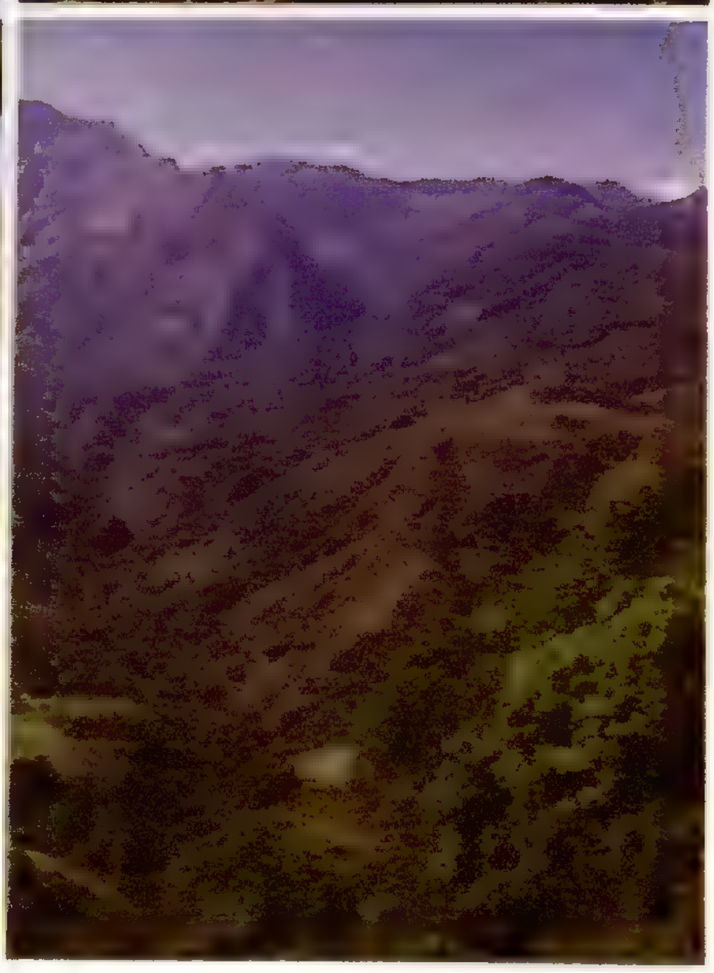
Cerros Chaparrón, Llanura de San Carlos (1998); Volcán Poás (2004);
suelos de laterita por el pueblo de Herradura (1996); suelos de laterita por el Valle de General (2000);
Sesuvium portulacastrum, Playa Langosta por Bahia de Tamarindo (2003); Río Puerto Viejo, desbordado (1981);
Monteverde, Cordillera de Tilarán (1991, ©Stephen Ingram).



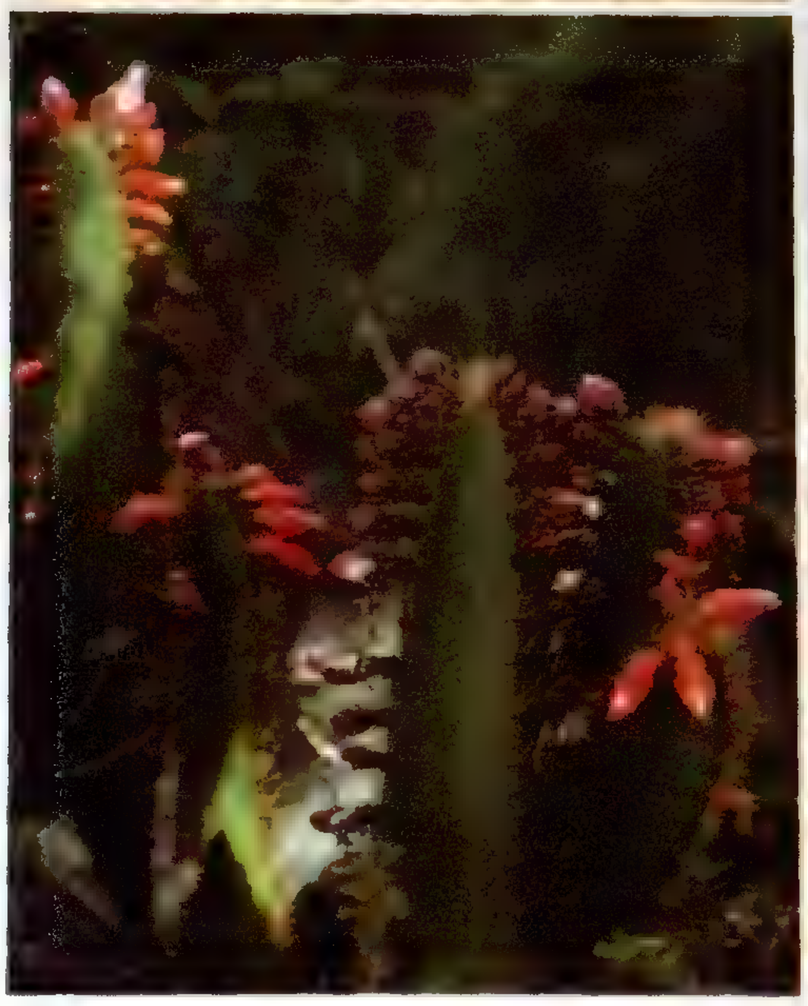
Desembocadura del Estero Gandado, Península de Osa (2002, ©INBio, foto por Luis González); Laguna Gandoca, Baja Talamanca (1999);
Volcán Orosí, Cordillera de Guanacaste (1989); *Panopsis costaricensis,* Volcán Orosí por Estación Maritza (2000); Volcán Arenal (1986);
Monteverde, Cordillera de Tilarán (1991, ©Stephen Ingram); Río Ángel, con Volcán Poás al fondo (1980); P.N. Braulio Carrillo, desde la carretera a Guápiles (1994).

Páramo, Cerro Chirripó (2001, ©INBio, foto por Evelio Alfaro); *Gunnera talamancana;*
Lago Ditkebi, Cerro Chirripó (2001, ©INBio, foto por Evelio Alfaro); turbera, Cerro de La Muerte por Salsipuedes (2002, ©J.F. Morales);
bosque nuboso por División, Cordillera de Talamanca (1999, ©Stephen Ingram); Valle del Silencio, Cordillera de Talamanca (2001, ©INBio, foto por Evelio Alfaro).





Acoelorraphe wrightii, Caño Negro (1999); Río Pisote abajo, Llanura de Los Guatusos (1989);
Euterpe precatoria, Llanura de San Carlos (1994); *Dipteryx oleifera;* bosque seco, Península de Santa Elena (2000);
Cochlospermum vitifolium; Hauya elegans (©J.F. Morales); valle del Río Grande de Candelaria (1997).



Faldas del Cerro Anguciana, Fila Costeña sur (1993); Fila Retinto desde Palmar Norte (2002); Pleodendron por Rancho Quemado, Península de Osa (2000); Los Mogos, región de Golfo Dulce (2003); *Weberocereus frohningiorum* (©J.F. Morales); *Colpothrinax aphanopetala; Ruptiliocarpon caracolito* (©INBio, foto por R. Aguilar).

particular mountain range. On the Pacific slope, the most diverse band appears to be at approximately (500–)600–1500 m in the northern cordilleras, at (700–)800–1500 m in the Cordillera Central, and at (400–)500–1500 m at the southern end of the Central Pacific region. On the Caribbean slope, this highest diversity band is somewhat lower, situated generally at (400–)500–1500 m. It may be that more species occur on the Pacific slope, overall, than on the Caribbean (see section on Analysis, below), perhaps due to a greater variety of habitats resulting from greater seasonality, even at the highest points such as the paramos (Luteyn, 1999). It bears emphasizing that most studies of floristic diversity account only for trees or (at best) woody plants.

Caribbean slope (lowlands)

The Caribbean slope covers an area of 24,115 km^2, half lying between sea level and 300 m (Herrera, 1985). Less than 15% (212 km) of the total Costa Rican coastline (1466 km) is Caribbean, and in general aspect that coast is slightly convex, viewed from land (Gómez P., 1986).

The Caribbean lowlands can be divided into two large subregions, the northern (better known as the "Zona Norte") and the Caribbean or Atlantic. The elevational range we use to define both areas is 0–500 m.

Northern region

The northern region is subdivided into two large plains, the Llanura de Los Guatusos and the Llanura de San Carlos. This subdivision is supported floristically by the observation that certain plant species present in both areas are more frequent in Los Guatusos than in San Carlos; furthermore, there are other differences in the floristic composition as well as in the climate. It can be assumed that climatic differences across the region are a result of the interactions of influences from the Caribbean coast, the Guanacaste and Tilarán mountain ranges, the Río San Juan, and Lake Nicaragua, proximity to these features more or less determining local climate.

Llanura de Los Guatusos. This plain is characterized by the predominance of moist forest, with a marked seasonality of three or four dry months (Herrera & Gómez P., 1993). The topography is relatively flat, for the most part less than 100 m in elevation, and wetlands or flooded areas (see below) are common in the area. The floristic composition of the region is unique, as it combines elements from both dry and wet forest. Dry forest elements may have entered the region by either of two routes: from the Pacific, by way of the narrow strip of lowlands between the end of the Cordillera de Guanacaste and Lake Nicaragua, or as a southward extension of the Yucatán-Petén vegetation discussed below. Some of the species otherwise characteristic of dry forest that can be observed here are *Acrocomia aculeata, Alibertia edulis, Aphelandra scabra,*

1500 m. Resultados de estudios recientes, usando métodos cuantitativos (parcelas y transectos) en la vertiente del Caribe y en una misma localidad (Parque Nacional Braulio Carrillo), revelan que el rango de elevación donde se encuentra la mayor diversidad varía según el método utilizado. Lieberman et al. (1996) con parcelas de 1 ha, encontraron esta mayor diversidad a 300 m, mientras Boyle (1996), con transectos de 0.1 ha, la encontró a 750–1000 m. Lo anterior indica que se necesitan más evaluaciones con métodos cuantitativos para delimitar mejor tal ámbito de riqueza, el cual debe variar también según sea la cordillera y la vertiente. En la vertiente del Pacífico, ese ámbito se encuentra aproximadamente a (500–)600–1500 m en las cordilleras norteñas, a (700–)800–1500 m en la Cordillera Central y a (400–)500–1500 m en el Pacífico central-sur; en la vertiente caribeña, ese ámbito esta situado, en la mayoría de su extensión, a los (400–)500–1500 m. Podría ser que hay más especies a lo largo de la vertiente del Pacífico que de la del Caribe (ver sección de Análisis, más adelante), posiblemente a razón de más variedad de hábitats, donde la estacionalidad, como indicamos antes, tiene un efecto importante, aún en los puntos más altos como los páramos (Luteyn, 1999). Vale la pena enfatizar que la mayoría de los estudios de diversidad florística tienen en cuenta sólo los árboles o (en el mejor de los casos) las plantas leñosas.

Vertiente del Caribe (tierras bajas)

La vertiente del Caribe tiene un área de 24,115 km^2, la mitad de la cual que oscila entre el nivel de mar y 300 m de elevación (Herrera, 1985). Menos de 15% (212 km) del litoral total (1466 km) costarricense corresponde al Caribe, y en términos generales su costa es regular y (vista desde la tierra) levemente convexa (Gómez P., 1986).

Esta vertiente se puede subdividir en dos grandes regiones: la septentrional (mejor conocida como "Zona Norte") y la Caribe o Atlántica. El rango altitudinal con el cual definimos estas regiones es 0–500 m.

Región septentrional

La región septentrional se subdivide en dos grandes llanuras: la de Los Guatusos y la de San Carlos. Esta subdivisión coincide más o menos con la observación de que algunos elementos florísticos, compartidos entre las dos regiones, son más frecuentes en la Llanura de Los Guatusos que la de San Carlos; además hay otros cambios en la composición florística y el clima. Se supone que el clima de esta gran región está muy influenciado por su posición geográfica, las principales influencias locales siendo la relativa proximidad con la costa caribeña, las cordilleras de Guanacaste y de Tilarán, el Río San Juan y el Lago de Nicaragua.

Llanura de Los Guatusos. Esta llanura se caracteriza principalmente por un alto predominio del bosque húmedo, con una estacionalidad marcada de tres o cuatro meses secos (Herrera & Gómez P., 1993). La topografía es relativamente plana, en su mayor

Arrabidaea patellifera, Attalea rostrata, Blepharodon mucronatum, Bourreria oxyphylla, Casearia aculeata, Cecropia peltata, Chomelia recordii, Cochlospermum vitifolium, Colubrina glandulosa, Copaifera camibar, Cordia linnaei, Couroupita nicaraguarensis, Cydista aequinoctialis, C. heterophylla, Cyperus tenuis, Davilla kunthii, Enterolobium schomburgkii, Guettarda macrosperma, Hirtella racemosa, Hydrolea spinosa, Inga vera, Lennea viridiflora, Lonchocarpus rugosus, Lygodium volubile, Machaerium acuminatum, Mandevilla subsagittata, Mesechites trifidus, Mucuna sloanei, Ouratea lucens, Palicourea crocea, P. triphylla, Polygonum acuminatum, P. hispidum, Psychotria glomerulata, Rhynchospora cephalotes, Senna undulata, Serjania rhombea, Sesbania herbacea, Sloanea terniflora, Tabernaemontana alba, Tetracera volubilis, Tetramerium nervosum, Tillandsia balbisiana, Wissadula excelsior, Xylopia frutescens, and *Zuelania guidonia.* Many of these elements occur in disjunct populations, geographically isolated from populations on the Pacific slope.

One recently discovered element for this flora (Chacón & Zamora, 1988) is the palm *Acoelorraphe wrightii,* conspicuous in the Caño Negro wetlands; this is an interesting population, given that it is the southernmost continental locality for the species. *Acoelorraphe wrightii* is a common species in Caribbean coastal pine savannas from northern Nicaragua to Mexico. Also worth mentioning are several other elements found in this region, characteristic of hot and wet climates of the Caribbean coast of Central America and/or South America, such as *Amaioua corymbosa, Blechnum serrulatum, Campnosperma panamense, Christiana africana**, *Cnestidium rufescens, Eugenia galalonensis, Hiraea faginea, Hirtella americana, Inga cocleensis, I. laurina**, *Miconia chamissois, M. hondurensis, M. tomentosa, Palicourea triphylla, Ravenia rosea, Sloanea tuerckheimii, Tococa guianensis, Trigonia laevis,* and *Zygia conzattii**. The species marked with an asterisk (*) are known in Costa Rica only from the Llanura de Los Guatusos.

In this region, marshlands are of considerable importance. Their species composition is quite similar to that of the marshlands and ponds of the dry Pacific coast, with perhaps the most unique element being the above-mentioned palm, *Acoelorraphe wrightii.* A few additional marshland species typical of this region are *Ambrosia peruviana, Cabomba furcata, Canna indica, Caperonia castaneifolia, Ceratopteris thalictroides, Echinodorus bolivianus, Eleocharis minima, Hydrolea spinosa, Machaerium lunatum, Mayaca fluviatilis, Neptunia plena, Nymphaea ampla, N. conardii, Nymphoides indica, Phyla strigulosa, Polygonum hispidum, P. segetum, Pontederia cordata, Sagittaria guayanensis, Salvinia auriculata, Sesbania herbacea, Sphenoclea zeylanica, Thalia geniculata, Tonina fluviatilis, Trichospira verticillata,* and *Utricularia gibba.* See also near the end of the section on the General Valley, which shares wetland species with this region (especially with the basin of the Río Sapoá). For further information, see Zamora V. & Bravo-Chacón (1992).

One can also observe here associations, on temporarily or permanently inundated soils, that comprise large important stands of vegetation, such as *yolillales*, dominated

parte con menos de 100 m de elevación, por lo cual es frecuente encontrar zonas de humedales o inundadas (ver más adelante). Esta región tiene un patrón de composición florística único, por su combinación de elementos de climas secos y muy húmedos. Los elementos secos podrían haber ingresado mediante dos rutas de dispersión: ya sea por el Pacífico, a través de la estrecha franja, más o menos plana, que se forma entre el final de la Cordillera de Guanacaste y el Lago de Nicaragua, o bien como una extensión sur del patrón yucateco-petenense (ver adelante). Se observan varios elementos característicos de climas secos de la vertiente pacífica, tales como *Acrocomia aculeata, Alibertia edulis, Aphelandra scabra, Arrabidaea patellifera, Attalea rostrata, Blepharodon mucronatum, Bourreria oxyphylla, Casearia aculeata, Cecropia peltata, Chomelia recordii, Cochlospermum vitifolium, Colubrina glandulosa, Copaifera camibar, Cordia linnaei, Couroupita nicaraguarensis, Cydista aequinoctialis, C. heterophylla, Cyperus tenuis, Davilla kunthii, Enterolobium schomburgkii, Guettarda macrosperma, Hirtella racemosa, Hydrolea spinosa, Inga vera, Lennea viridiflora, Lonchocarpus rugosus, Lygodium volubile, Machaerium acuminatum, Mandevilla subsagittata, Mesechites trifidus, Mucuna sloanei, Ouratea lucens, Palicourea crocea, P. triphylla, Polygonum acuminatum, P. hispidum, Psychotria glomerulata, Rhynchospora cephalotes, Senna undulata, Serjania rhombea, Sesbania herbacea, Sloanea terniflora, Tabernaemontana alba, Tetracera volubilis, Tetramerium nervosum, Tillandsia balbisiana, Wissadula excelsior, Xylopia frutescens* y *Zuelania guidonia.* Muchos de estos elementos conforman poblaciones disyuntas y aisladas geográficamente de aquellas de la vertiente pacífica.

Un elemento recién descubierto (Chacón & Zamora, 1988) para la flora es la palma *Acoelorraphe wrightii*, conspicua en los humedales de Caño Negro; esta población tiene un significado fitogeográfico muy importante, ya que constituye el límite continental más al sur para esta especie. *Acoelorraphe wrightii* es una especie común en las sa-

Humedales, Caño Negro, *Acoelorraphe wrightii* (1999)

by the palm *Raphia taedigera; marillales*, dominated by *Calophyllum brasiliense;* and a few forests (known as *camíbar* forests) dominated by *Copaifera aromatica.* Other locally dominant elements include *Acacia ruddiae, Astrocaryum alatum, Carapa guianensis, Elaeis oleifera, Ficus insipida, Grias cauliflora, Lonchocarpus cruentus, Luehea seemannii, Prioria copaifera, Pterocarpus officinalis,* and *Symphonia globulifera.* Colonies of *Calathea crotalifera, C. lutea, Heliconia latispatha, Spathiphyllum friedrichsthalii,* and *S. laeve* are also frequent.

Generally speaking, the vegetation patterns of this subregion have quite a bit in common with those along the northern Caribbean coast of Nicaragua (Vandermeer et al., 1990; Granzow-de la Cerda et al., 1997) and with the broadleaved forests of the Honduran and Nicaraguan Mosquitia (Zamora V., 2000).

A phytogeographic analysis of the flora of Nicaragua (Stevens, 2001) showed the Caribbean zone to have more species with distributions ranging to the south than to the north. One might consider this a generalized north-south Caribbean Mesoamerican pattern, with some elements, e.g., *Dioclea rosea, Inga laurina,* and *Miconia tomentosa,* known in Costa Rica only from this zone. Standley (1937b), Hartshorn (1983) and the references below (at the end of the discussion about the Llanura de San Carlos) also mentioned this pattern for Costa Rica and various regions therein. The pattern evident in this region is closely related to the Yucatán-Petén vegetation as designated by Gómez P. (1982, 1986). Gómez indicated the southern boundary of said vegetation pattern to be more or less defined by the southern limit of naturally occurring pines in Nicaragua. However, a number of its species—such as *Acoelorraphe wrightii, Christiana africana, Hirtella guatemalensis,* and *Zygia conzattii*—reach the northern zone of the Llanura de Los Guatusos in Costa Rica. Some others, such as *Angostura granulosa* and the palm *Reinhardtia latisecta,* occur as high as 500–600 m elevation near Estación Pitilla in Guanacaste National Park.

Llanura de San Carlos. As one moves northeastward, a gradual change in vegetation is apparent, as mentioned previously, tending toward greater diversity concomitant with different seasonality. Close to the mountains, at the base of the Cordillera Central, there are no dry months, whereas in the northern section of the Llanura de San Carlos one or two months per year are dry. Also, the combination of flat, low (less than 100 m) topography interspersed with hills contributes to a change in vegetation. Generally, this subregion is characterized by a climate that is more humid and less seasonal than the previous, and most of the area falls into the category of tropical wet forest. Long-term studies of precipitation at the nearby La Selva Biological Station revealed an annual average of 3962 mm (Sanford et al., 1994); this high rainfall prevents the entry of a large number of species from the much drier Llanura de Los Guatusos. The northern part of this plain, bordering on the Río San Juan—where the topography is more irregular, drainage is generally better and seasonality is predictable—is a region of very high plant diversity, with up to 131 species and 639 individuals (> 10 cm DBH) in

banas de *Pinus* al norte de Nicaragua hasta México por la costa del Caribe. Vale la pena señalar que en esta región se encuentran otros elementos característicos de climas calientes y húmedos de la costa caribeña de Centroamérica y/o Suramérica, tales como *Amaioua corymbosa, Blechnum serrulatum, Campnosperma panamense, Christiana africana*, Cnestidium rufescens, Eugenia galalonensis, Hiraea faginea, Hirtella americana, Inga cocleensis, I. laurina*, Miconia chamissois, M. hondurensis, M. tomentosa, Palicourea triphylla, Ravenia rosea, Sloanea tuerckheimii, Tococa guianensis, Trigonia laevis* y *Zygia conzattii**. Las especies marcadas con asterisco (*) están restringidas a esta región del país.

En esta región, los humedales son bastante importantes. La composición de sus especies también está muy relacionada con aquellos humedales o lagunas de climas secos de la costa pacífica; quizás el elemento más excepcional y notable es la palma *Acoelorraphe wrightii* en la localidad de Caño Negro, ya mencionada. Algunas especies palustres adicionales en esta área son *Ambrosia peruviana, Cabomba furcata, Canna indica, Caperonia castaneifolia, Ceratopteris thalictroides, Echinodorus bolivianus, Eleocharis minima, Hydrolea spinosa, Machaerium lunatum, Mayaca fluviatilis, Neptunia plena, Nymphaea ampla, N. conardii, Nymphoides indica, Phyla strigulosa, Polygonum hispidum, P. segetum, Pontederia cordata, Sagittaria guayanensis, Salvinia auriculata, Sesbania herbacea, Sphenoclea zeylanica, Thalia geniculata, Tonina fluviatilis, Trichospira verticillata* y *Utricularia gibba.* Ver también al final de la sección sobre el Valle de General, que por sus humedales se comparte especies con esta región (sobre todo, con la cuenca del Río Sapoá). Para más información, ver Zamora V. & Bravo-Chacón (1992).

También se observan algunas asociaciones, sobre suelos inundados de forma temporal o permanente, que constituyen formaciones vegetales de gran tamaño e importancia, tales como los yolillales, dominados por la palma *Raphia taedigera;* los marillales, dominados por *Calophyllum brasiliense;* y algunos bosques (llamados bosques de camíbar) con gran presencia de *Copaifera aromatica.* Otros elementos localmente dominantes incluyen *Acacia ruddiae, Astrocaryum alatum, Carapa guianensis, Elaeis oleifera, Ficus insipida, Grias cauliflora, Lonchocarpus cruentus, Luehea seemannii, Prioria copaifera, Pterocarpus officinalis* y *Symphonia globulifera.* También son frecuentes las colonias de *Calathea crotalifera, C. lutea, Heliconia latispatha, Spathiphyllum friedrichsthalii* y *S. laeve.*

En general, los patrones de vegetación en esta subregión tienen una cierta similitud con los observados en la costa norte caribeña de Nicaragua (Vandermeer et al., 1990; Granzow-de la Cerda et al., 1997) y con los bosques latifoliados de la Mosquitia de Honduras y Nicaragua (Zamora V., 2000).

Un análisis fitogeográfico de la flora de Nicaragua (Stevens, 2001) reveló que la zona del Caribe tiene más especies con distribuciones entre el norte de Mesoamérica y Suramérica ("hacia el sur") que entre Nicaragua y el norte de Mesoamérica ("hacia el norte"). Podríamos considerar que este es un patrón mesoamericano caribeño norte-sur,

1 ha plots (N. Zamora V., unpublished data). Here one can find numerous Amazonian elements that are also quite common on the Osa Peninsula, such as *Balizia elegans, Caryodendron angustifolium, Casimirella ampla, Chrysophyllum colombianum, Couma macrocarpa, Dendrobangia boliviana, Doliocarpus brevipedicellatus, Elaeoluma glabrescens, Elvasia elvasioides, Eschweilera integrifolia, E. longirachis, Gouania colombiana, Humiriastrum diguense, Lecointea amazonica, Licania affinis, Malanea erecta, Miconia sparrei, Mimosa myriadenia, Ocotea pullifolia, Panopsis mucronata, Parinari excelsa, Pouteria cuspidata, Pradosia atroviolacea, Pterocarpus violaceus, Qualea paraensis, Randia altiscandens, Ruptiliocarpon caracolito, Sarcaulus brasiliensis, Tapura guianensis, Vochysia allenii,* and *Vouarana anomala.* It is also worth mentioning that the family Lecythidaceae, with six or seven species, is unusually diverse in this region, as also on the Osa Peninsula. The northern part of this plain is also the only place in the country where *Podocarpus guatemalensis* is relatively abundant (compared to a single individual known from the Osa Peninsula).

At the southern extreme of this plain—that is, at the base of the Cordillera Central, where some of the above-mentioned species are also found—the climate is wetter, without marked seasonality, and the topography is flat, with few hills. Nevertheless, even in this southern area, a few of the same species are found that occur in drier areas such as the Llanura de Los Guatusos. Curiously, some of these elements appear to be more frequent on hills, e.g., *Calliandra tergemina, Cecropia peltata, Cochlospermum vitifolium, Davilla kunthii, D. nitida, Doliocarpus brevipedicellatus, Henriettella odorata, Inga cocleensis, Licania sparsipilis, Miconia minutiflora, M. multispicata, M. stevensiana, Paullinia fibrigera, Quiina schippii, Ryania speciosa, Senna undulata, Sloanea tuerckheimii,* and *Zuelania guidonia.*

In general, the forests of this southern part of the Llanura de San Carlos are characterized by the presence of many arborescent palms such as *Euterpe precatoria, Iriartea deltoidea, Prestoea decurrens, Socratea exorrhiza,* and *Welfia regia*. Beyond these, the canopy is dominated by such species as *Ampelocera macrocarpa, Aspidosperma spruceanum, Balizia elegans, Carapa guianensis, Ceiba pentandra, Chrysophyllum colombianum, Dialium guianense, Dipteryx oleifera, Dussia macroprophyllata, Hieronyma alchorneoides, Hymenolobium mesoamericanum, Lecythis ampla, Otoba novogranatensis, Pentaclethra macroloba, Pouteria calistophylla, P. torta, Qualea paraensis, Sacoglottis trichogyna, Sclerolobium costaricense, Stryphnodendron microstachyum, Terminalia oblonga, Vatairea lundellii, Virola koschnyi, V. sebifera, Vochysia allenii,* and *V. ferruginea.* Frequently, the subcanopy is dominated by such species as *Anaxagorea crassipetala, A. phaeocarpa, Ardisia fimbrillifera, Capparis pittieri, Carpotroche platyptera, Colubrina spinosa, Cryosophila warscewiczii, Eschweilera costaricensis, Faramea occidentalis, Ferdinandusa panamensis, Geonoma congesta, Guarea rhopalocarpa, Miconia* spp., *Naucleopsis naga, Parathesis trichogyne, Protium* spp., *Rinorea* spp., *Warszewiczia coccinea,* and *Welfia regia.* Smaller palm species such as *Asterogyne martiana, Bactris hondurensis, Calyptrogyne ghiesbreghtiana,* and *Geonoma*

donde algunos elementos, como *Dioclea rosea, Inga laurina* y *Miconia tomentosa,* están restringidos a Costa Rica en esta zona. Standley (1937b), Hartshorn (1983) y las referencias más adelante (al final de la discusión de la Llanura de San Carlos) también hablan de este patrón para Costa Rica y varias regiones del país. El patrón de composición florística evidente en esta región demuestra una afinidad con el de la vegetación yucateco-petenense (Gómez P., 1982, 1986). Sin embargo, este autor definió el límite de distribución sur de dicho patrón hasta más o menos donde los pinares nicaragüenses tienen su extremo de distribución natural. Pero varias de las especies alcanzan la zona norte de la Llanura de Los Guatusos, p. ej., *Acoelorraphe wrightii, Christiana africana, Hirtella guatemalensis* y *Zygia conzattii.* Algunas otras, como *Angostura granulosa* y la palma *Reinhardtia latisecta,* ascienden hasta la faja altitudinal de 500–600 m cerca de la Estación Pitilla del Parque Nacional Guanacaste.

Llanura de San Carlos. Conforme se avanza en sentido noreste, como indicamos antes, se nota un cambio gradual en la vegetación, que tiende a ser más diversa debido a las diferencias en la estacionalidad climática. En la sección norte de esta llanura hay uno o dos meses secos, mientras que más hacia la base de la Cordillera Central no hay ningún mes seco. Además, la combinación de una topografía plana (menor de 100 m) y la frecuente presencia de lomas contribuyen a impregnar un cambio en la vegetación. Por lo general, esta subregión se caracteriza por un clima más húmedo y menos estacional que la antes descrita, y su mayor extensión se puede calificar de bosque muy húmedo tropical. Estudios de largo plazo sobre la precipitación en la Estación Biológica La Selva, un sitio muy cercano, revelaron un promedio anual de 3962 mm (Sanford et al., 1994); esta misma condición de más humedad impone una barrera al ingreso de una mayor cantidad de elementos provenientes de la Llanura de Los Guatusos. La parte norte de esta llanura, fronteriza con el Río San Juan—donde la topografía del terreno es más irregular, las condiciones de drenaje en general son mejores y hay una estacionalidad predecible—se convierte en una zona de alta diversidad de plantas, con hasta 131 especies y 639 individuos (> 10 cm DAP) en parcelas de 1 ha (N. Zamora V., datos sin publicar). Aquí se encuentran varios elementos amazónicos comunes también en la Península de Osa, tales como *Balizia elegans, Caryodendron angustifolium, Casimirella ampla, Chrysophyllum colombianum, Couma macrocarpa, Dendrobangia boliviana, Doliocarpus brevipedicellatus, Elaeoluma glabrescens, Elvasia elvasioides, Eschweilera integrifolia, E. longirachis, Gouania colombiana, Humiriastrum diguense, Lecointea amazonica, Licania affinis, Malanea erecta, Miconia sparrei, Mimosa myriadenia, Ocotea pullifolia, Panopsis mucronata, Parinari excelsa, Pouteria cuspidata, Pradosia atroviolacea, Pterocarpus violaceus, Qualea paraensis, Randia altiscandens, Ruptiliocarpon caracolito, Sarcaulus brasiliensis, Tapura guianensis, Vochysia allenii* y *Vouarana anomala.* Además, vale la pena indicar que en esta área ocurren hasta seis o siete especies de la familia Lecythidaceae, una diversidad muy alta para el país, que también tiene la Península de Osa. La zona norte de esta llanura tam-

Llanura de San Carlos near La Selva Biological Station,
Euterpe and *Socratea* (1983)

cuneata dominate the understory, but non-palms such as *Asplundia uncinata, Clavija costaricana, Dieffenbachia longispatha,* and *Zamia neurophyllidia* are also frequent.

The hilliness of this region apparently contributes to its rich diversity; numerous species are found here only on the hills. This can be noted even in closely adjacent sites. For example, *Casimirella ampla, Ferdinandusa panamensis,* and *Humiriastrum diguense,* species frequent to very common in the hilly Tirimbina area (as confirmed by plot studies; see Delgado et al., 1997), have not been found in the course of long-term floristic inventories in the relatively low areas of nearby La Selva Biological Station (see Hammel, 1990; Wilbur et al., 1994) or are known there only (*Ferdinandusa*) from the hillier southern reaches of the property (B. Hammel, pers. obs.). Similarly, a study of plots in Boca Tapada showed that the presence and abundance of very common tree species such as *Dialium guianense, Pentaclethra macroloba, Qualea paraensis,* and *Vochysia allenii* vary according to the relief of the terrain (N. Zamora V., unpublished data). Likewise, a study of the distribution of large palms at La Selva Biological Station showed clearly that drainage conditions of the soil are very important for certain species, while others grow nearly everywhere (Clark, 1998).

Disturbed forests of this zone are characterized by the abundance of such species as *Acalypha diversifolia, Apeiba membranacea, Casearia arborea, Castilla elastica, Cecropia obtusifolia, Coussarea hondensis, Croton smithianus, Cyathea delgadii, Goethalsia meiantha, Hampea appendiculata, Henriettella odorata, H. tuberculosa, Laetia procera, Miconia affinis, M. prasina, M. punctata, M. trinervia, Ochroma pyramidale, Psychotria elata, Simarouba amara, Trichospermum galeottii, T. grewiifolium, Vismia baccifera,* and *V. macrophylla.*

Crossed by numerous large rivers such as the San Carlos, Sarapiquí, and Puerto Viejo, which often flood, this region has many areas of swamp forest, harboring such

bién es la única localidad conocida del país donde crece *Podocarpus guatemalensis* en una abundancia relativamente alta (si se compara con un individuo aislado observado en la Península de Osa).

Al sur de esta llanura—es decir, hacia la base de la Cordillera Central, donde también se encuentran varias de las especies antes mencionadas—el clima es más húmedo y no tiene una estacionalidad definida, la topografía es más plana y las lomas son escasas. Sin embargo, aún en la parte sur se encuentran algunos elementos de clima más seco o estacional como la Llanura de Los Guatusos. Curiosamente, algunos de esos elementos parecen ser más frecuentes en áreas de lomas; entre ellos podemos citar *Calliandra tergemina, Cecropia peltata, Cochlospermum vitifolium, Davilla kunthii, D. nitida, Doliocarpus brevipedicellatus, Henriettella odorata, Inga cocleensis, Licania sparsipilis, Miconia minutiflora, M. multispicata, M. stevensiana, Paullinia fibrigera, Quiina schippii, Ryania speciosa, Senna undulata, Sloanea tuerckheimii* y *Zuelania guidonia.*

En general, los bosques de esta parte sur de la Llanura de San Carlos tienden a tener un gran predominio de palmeras arbóreas, como *Euterpe precatoria, Iriartea deltoidea, Prestoea decurrens, Socratea exorrhiza* y *Welfia regia.* El dosel está dominado por especies como *Ampelocera macrocarpa, Aspidosperma spruceanum, Balizia elegans, Carapa guianensis, Ceiba pentandra, Chrysophyllum colombianum, Dialium guianense, Dipteryx oleifera, Dussia macroprophyllata, Hieronyma alchorneoides, Hymenolobium mesoamericanum, Lecythis ampla, Otoba novogranatensis, Pentaclethra macroloba, Pouteria calistophylla, P. torta, Qualea paraensis, Sacoglottis trichogyna, Sclerolobium costaricense, Stryphnodendron microstachyum, Terminalia oblonga, Vatairea lundellii, Virola koschnyi, V. sebifera, Vochysia allenii* y *V. ferruginea.* El estrato intermedio con frecuencia está dominado por especies como *Anaxagorea crassipetala, A. phaeocarpa, Ardisia fimbrillifera, Capparis pittieri, Carpotroche platyptera, Colubrina spinosa, Cryosophila warscewiczii, Eschweilera costaricensis, Faramea occidentalis, Ferdinandusa panamensis, Geonoma congesta, Guarea rhopalocarpa, Miconia* spp., *Naucleopsis naga, Parathesis trichogyne, Protium* spp., *Rinorea* spp., *Warszewiczia coccinea* y *Welfia regia.* En el sotobosque dominan las especies de palmas, como *Asterogyne martiana, Bactris hondurensis, Calyptrogyne ghiesbreghtiana* y *Geonoma cuneata;* aquí también es frecuente observar *Asplundia uncinata, Clavija costaricana, Dieffenbachia longispatha* y *Zamia neurophyllidia.*

La existencia de lomas aparentemente favorece el hecho de que esta zona contenga una flora muy rica y diversa, ya que la presencia o ausencia de varias especies depende de esa condición. Esto se nota a veces hasta en sitios muy cercanos. Por ejemplo, *Casimirella ampla, Ferdinandusa panamensis* y *Humiriastrum diguense* son de muy comunes a frecuentes en Tirimbina (una abundancia confirmada con el empleo de parcelas; ver Delgado et al., 1997), un sitio con una topografía de lomas; en cambio, estudios florísticos de largo plazo no han encontrado estas especies en las partes relativamente planas de la vecina Estación Biológica La Selva (ver Hammel, 1990; Wilbur et al.,

abundant species as *Bravaisia integerrima, Calathea crotalifera, C. lutea, Calyptrogyne ghiesbreghtiana, Cyclanthus bipartitus, Pentaclethra macroloba, Pterocarpus officinalis, Spathiphyllum friedrichsthalii, S. laeve, Terminalia oblonga,* and *Urospatha grandis.* However, the *yolillales* (swamps dominated by the palm *Raphia taedigera*), described and commented upon briefly by Anderson & Mori (1967), form the densest, most extensive, and permanent of the inundated communities. The *yolillales* found near Puerto Viejo, Boca Tapada, and Caño Negro appear to have arrived, by way of the large rivers (including the San Juan), from the dense stands in the Tortuguero region.

Some species that, because of their abundance, seem very characteristic of the Llanuras de San Carlos are *Ardisia fimbrillifera, Casimirella ampla, Conceveiba pleiostemona, Connarus costaricensis, Eschweilera costaricensis, Ferdinandusa panamensis, Lacunaria panamensis, Macrolobium hartshornii, Pentaclethra macroloba, Potalia amara, Quararibea parvifolia, Q. pumila, Sacoglottis trichogyna, Stenanona costaricensis, Unonopsis rufescens, Warszewiczia coccinea, Zygia gigantifoliola,* and *Z. unifoliolata.*

For more information about the characteristics and phytogeographic affinities of the flora of La Selva Biological Station, see Gentry (1990), Grayum (1982), Grayum & Churchill (1987), Hammel (1986a, 1990), Hammel & Grayum (1982), Hartshorn & Hammel (1994), Hartshorn & Peralta (1988), Lieberman et al. (1985, 1996), and Wilbur (1986).

Caribbean region

The Caribbean (or Atlantic) region, which is influenced by and more exposed to the sea of the same name, is much wetter than the previously discussed region and registers annual rainfall averages of 5000–6000 mm (Boza & Cevo, 2001). The terrain is quite flat here, dotted with few hills over a wide plain, and the soils in general are poorly drained. The large network of canals and extensive tracts of swamp forests, the largest in the country, are evidence of this. We consider that this is the local source of numerous wetland species found in the previously described northern region, the most obvious example being *Raphia taedigera;* others, less obvious, include *Astrocaryum alatum, Campnosperma panamense, Corynostylis arborea, Dalbergia monetaria, Dipteryx oleifera, Lonchocarpus cruentus, Malouetia guatemalensis, Poulsenia armata, Prioria copaifera, Pterocarpus officinalis, Terminalia bucidoides,* and *Uncaria tomentosa.*

As previously mentioned, for purposes of the *Manual* we divide this large region, characterized in general by flooded or swamp forests, into two large subregions, distinguished by differences in both moisture and details of the composition and structure of the vegetation; these are the combined Llanuras de Tortuguero/Santa Clara and the Baja Talamanca area.

Llanuras de Tortuguero/Santa Clara. This subregion shares a large portion of its flora with the Llanura de San Carlos. However, although certain important ecosystems,

1994), o las han encontrado (*Ferdinandusa*) solamente en el extremo sur, más quebrado de la propiedad (B. Hammel, observ. pers.). Asimismo, un estudio de parcelas en Boca Tapada reveló que la presencia y abundancia de especies arbóreas muy comunes, tales como *Dialium guianense, Pentaclethra macroloba, Qualea paraensis* y *Vochysia allenii,* varía según la condición plana u ondulada del terreno (N. Zamora V., datos sin publicar). Además, un estudio de distribución del paisaje para palmas arbóreas en la Estación Biológica La Selva mostró de manera muy clara que la condición de drenaje determina la presencia de ciertas especies, mientras que otras más bien crecen en todas partes (Clark, 1998).

Los bosques alterados de esta región se caracterizan por una gran abundancia de especies como *Acalypha diversifolia, Apeiba membranacea, Casearia arborea, Castilla elastica, Cecropia obtusifolia, Coussarea hondensis, Croton smithianus, Cyathea delgadii, Goethalsia meiantha, Hampea appendiculata, Henriettella odorata, H. tuberculosa, Laetia procera, Miconia affinis, M. prasina, M. punctata, M. trinervia, Ochroma pyramidale, Psychotria elata, Simarouba amara, Trichospermum galeottii, T. grewiifolium, Vismia baccifera* y *V. macrophylla.*

Esta es una zona atravesada por grandes ríos, como San Carlos, Sarapiquí y Puerto Viejo, que con frecuencia provocan inundaciones y han creado áreas de bosques pantanosos, compuestos por especies abundantes, p. ej., *Bravaisia integerrima, Calathea crotalifera, C. lutea, Calyptrogyne ghiesbreghtiana, Cyclanthus bipartitus, Pentaclethra macroloba, Pterocarpus officinalis, Spathiphyllum friedrichsthalii, S. laeve, Terminalia oblonga* y *Urospatha grandis.* Sin embargo, la comunidad más aparente por su abundancia, extensión y mayor permanencia de anegamiento son los yolillales, dominados por la palma *Raphia taedigera,* la cual fue comentada y descrita en breve por Anderson & Mori (1967). Los yolillales que se encuentran en Puerto Viejo, Boca Tapada y Caño Negro parecen ser extensiones de la gran masa de la región de Tortuguero, que se han dispersado a través de los grandes ríos (incluyendo el San Juan) de esta llanura.

Algunos elementos florísticos que por su mayor abundancia, parecen muy propios de la Llanura de San Carlos son *Ardisia fimbrillifera, Casimirella ampla, Conceveiba pleiostemona, Connarus costaricensis, Eschweilera costaricensis, Ferdinandusa panamensis, Lacunaria panamensis, Macrolobium hartshornii, Pentaclethra macroloba, Potalia amara, Quararibea parvifolia, Q. pumila, Sacoglottis trichogyna, Stenanona costaricensis, Unonopsis rufescens, Warszewiczia coccinea, Zygia gigantifoliola* y *Z. unifoliolata.*

Para obtener más información acerca de las características y afinidades fitogeográficas de la vegetación de la Estación Biológica La Selva, se puede consultar Gentry (1990), Grayum (1982), Grayum & Churchill (1987), Hammel (1986a, 1990), Hammel & Grayum (1982), Hartshorn & Hammel (1994), Hartshorn & Peralta (1988), Lieberman et al. (1985, 1996) y Wilbur (1986).

such as swamp or inundated forests, reach their northwestern limit in the northern region, here they are fully expressed, more common, and more extensive. Nevertheless, these swamp forests are basically the same as those of the Llanura de San Carlos, at least with regard to the canopy trees and the dominant species (see Hartshorn & Hammel, 1994; Webb & Peralta, 1998). The understory of these forests is nearly dominated by small palms, principally of the genera *Asterogyne, Astrocaryum, Bactris, Calyptrogyne,* and *Geonoma.*

Obviously, the effects of these soils with a very high water table are reflected in the composition of the flora. Studies of similar-sized areas (ca. 16 ha) and on individuals over 10 cm DBH—site 1, in the northern part of the Llanura de San Carlos (N. Zamora V., unpubl. data), and site 2, toward the Llanura de Tortuguero (Webb & Peralta, 1998)—showed that, of the 10 families with the greatest number of species at each site, seven occur at both sites. Families such as Chrysobalanaceae, Melastomataceae, and Vochysiaceae, found at site 1, tend to prefer well-drained soils on hilly terrain, while families such as Annonaceae, Burseraceae, and Flacourtiaceae, found at site 2, demonstrate a preference for poorly drained soils on flatter terrain. Refining the comparison down to the level of species, the differences between these two sites are more evident: of the 10 most common or dominant species at each site, only one, *Pentaclethra macroloba,* is shared. This is a reflection of the differences in topography and drainage of the two sites.

Near the boundary with the neighboring Llanura de San Carlos, certain species occur that are more or less unique to the subregion, e.g., *Guatteria alata, Hirtella trichotoma, Inga ciliata, Licania stevensii, Macrolobium herrerae, Sipanea biflora,* and *Unonopsis stevensii.* Of these, *Hirtella trichotoma, Licania stevensii, Macrolobium herrerae,* and *Unonopsis stevensii* are considered endemic, while others, such as *Guatteria alata* and *Sipanea biflora,* are known in Costa Rica only from this area.

Generally speaking, the mixed forests of this subregion are dominated by only a few tree species—in numerous cases by *Carapa guianensis, Pentaclethra macroloba,* and *Pterocarpus officinalis*—that together can make up more than 70% of the base area (Webb & Peralta, 1998). Nevertheless, these same authors point out that, across the whole of the region, there is considerable heterogeneity. For example, more than half of the total 225 species tallied in the cited work were found at just one site.

All along the Caribbean coast, the forests are dominated by large stands of important associations, such as the aforementioned *yolillales*, where *Campnosperma panamense, Manicaria saccifera,* and *Raphia taedigera* are abundant. In other forests, species such as *Apeiba membranacea, Calophyllum brasiliense, Carapa guianensis, Ceiba pentandra, Dialium guianense, Elaeis oleifera, Ficus insipida, Grias cauliflora, Hernandia didymantha, Lonchocarpus cruentus, Luehea seemannii, Manilkara spectabilis, Pentaclethra macroloba, Prioria copaifera, Pterocarpus officinalis, Simira maxonii, Symphonia globulifera, Tabebuia rosea, Terminalia oblonga,* and *Virola koschnyi* are abundant. Among understory palms other than *Elaeis, Manicaria,* and

Región Caribe

La región Caribe (o atlántica), que recibe la influencia y está más expuesta al mar del mismo nombre, es mucho más húmeda que la anterior y registra precipitaciones de 5000–6000 mm anuales (Boza & Cevo, 2001). Este territorio es bastante plano, está salpicado de escasas lomas incrustadas en una planicie amplia y tiene en general suelos mal drenados. Evidencia de esto último es la enorme red de canales y grandes masas de bosques pantanosos, los más extensos e importantes del país. Consideramos que desde esta unidad vegetal fluyen varios elementos hacia la anteriormente descrita región septentrional, siendo *Raphia taedigera* el ejemplo más claro y evidente; otros pueden ser *Astrocaryum alatum, Campnosperma panamense, Corynostylis arborea, Dalbergia monetaria, Dipteryx oleifera, Lonchocarpus cruentus, Malouetia guatemalensis, Poulsenia armata, Prioria copaifera, Pterocarpus officinalis, Terminalia bucidoides* y *Uncaria tomentosa.*

Como ya hemos indicado, esta amplia región, caracterizada en general por la presencia de bosques anegados o pantanosos, va a ser dividida para los propósitos del *Manual* en dos grandes subregiones, tanto por condiciones de humedad como por las características particulares de la estructura y composición de la vegetación; ellas son las combinadas Llanuras de Tortuguero/Santa Clara y la de Baja Talamanca.

Llanuras de Tortuguero/Santa Clara. Esta subregión comparte claramente una gran porción de su composición con la Llanura de San Carlos. Sin embargo, aunque algunos ecosistemas importantes, como los bosques pantanosos o anegados, apenas alcanzan su límite noroeste en la región septentrional, en esta subregión tienden a ser más comunes y a cubrir una mayor extensión. No obstante, estos bosques pantanosos son básicamente los mismos de la Llanura de San Carlos, al menos a nivel de especies arbóreas del dosel y de las que llegan a ser dominantes (ver Hartshorn & Hammel, 1994; Webb & Peralta, 1998). Los sotobosques están casi dominados por especies pequeñas de palmas, principalmente de los géneros *Asterogyne, Astrocaryum, Bactris, Calyptrogyne* y *Geonoma.*

Obviamente, una condición de suelos con mayor anegamiento se refleja en la composición de la vegetación. Estudios realizados en áreas de tamaño similar (ca. 16 ha) y evaluando individuos de más de 10 cm DAP—sitio 1, en la parte norte de la subregión de Llanura de San Carlos (N. Zamora V., datos sin publicar), y sitio 2, hacia la Llanura de Tortuguero (Webb & Peralta, 1998)—demostraron que, de las 10 familias con mayor número de especies en cada sitio, siete familias son compartidas. Familias como Chrysobalanaceae, Melastomataceae y Vochysiaceae, presentes en el sitio 1, tienden a preferir suelos con mejor drenaje y terreno ondulado, mientras que familias como Annonaceae, Burseraceae y Flacourtiaceae, presentes en el sitio 2 y entre las más

Raphia, the predominance of *Astrocaryum alatum* is notable. A few large and conspicuous herbaceous swamps, comprised of species such as *Eichhornia crassipes, Pistia stratiotes, Salvinia* spp., and various others (particularly grasses and sedges), are also found in this area. *Eichhornia crassipes* sometimes covers waterways so densely as to impede navigation (Boza & Cevo, 2001).

The edges of the large canals traversing much of this region are the preferred habitat of numerous other species, such as *Acacia ruddiae, Allamanda cathartica, Amanoa guianensis, Andira inermis, Annona glabra, Combretum cacoucia, Corynostylis arborea, Crudia glaberrima, Desmoncus schippii, Ficus insipida, Hiraea faginea, Lonchocarpus densiflorus, L. luteomaculatus, Luehea seemannii, Machaerium falciforme, Pachira aquatica, Tabebuia rosea, Uncaria tomentosa, Vochysia guatemalensis,* and *Zygia longifolia.* Occasionally, *Crinum erubescens* forms dense stands along these wet margins, where the water level does not rise above the tops of the plants. Large tracts of the fern *Acrostichum aureum* and the aroid *Montrichardia arborescens* are also conspicuous elements of this region.

As was already pointed out in the discussion of beach vegetation, the vegetation near the coast is characterized by species that prefer sandy soils, the limit of which is the high-tide level. Of these species, the most obvious is the coconut (*Cocos nucifera*), while others that bear mention include *Annona glabra, Canavalia rosea, Chrysobalanus icaco, Coccoloba uvifera, Dalbergia brownei, D. ecastaphyllum, Dioclea wilsonii, Inga multijuga, Ipomoea pes-caprae, Morinda citrifolia, Taliparititi tiliaceum, Terminalia catappa, Vigna adenantha, Xylosma panamensis, Zygia inaequalis,* and *Z. latifolia.*

Baja Talamanca. We consider this region to extend from just south of the Río Matina to the border with Panama; as one moves along this region in a southeasterly direction, the climate becomes somewhat drier and numerous plants particular to these conditions are found. The Talamanca mountain range is close to the coast here, so areas of swamp forest are much less extensive and the hilly terrain harbors a rather distinctive flora.

The swamp forests of this area have quite the same flora as those of the previous subregion with similar edaphic conditions. Nevertheless, some species dominant in those forests, e.g., *Pentaclethra macroloba,* here begin to drop out, while others, such as *Anacardium excelsum, Brosimum alicastrum, Cordia diversifolia, Hura crepitans, Poulsenia armata, Prioria copaifera, Unonopsis storkii,* and *Xylosma panamensis,* become more prevalent. The floristic differences between here and areas to the north are most notable on well-drained soils, which favor the development of species such as *Abarema barbouriana, Adenophaedra grandifolia, Chloroleucon eurycyclum, Cleidion castaneifolium, Dipteryx oleifera, Manilkara spectabilis, Minquartia guianensis, Naucleopsis ulei, Ormosia amazonica, Otoba acuminata, Pavonia oxyphyllaria, Pleu-*

diversas, indican la preferencia por suelos mal drenados en terreno más plano. La situación es todavía más clara y extrema si se consideran las 10 especies más comunes o dominantes en los bosques estudiados: resulta que la única especie compartida es *Pentaclethra macroloba,* lo cual refleja las diferencias de topografía y drenaje de los dos sitios.

Esta subregión, cerca del límite con la vecina Llanura de San Carlos, se caracteriza por la presencia de algunos elementos florísticos que podemos clasificar como propios, p. ej., *Guatteria alata, Hirtella trichotoma, Inga ciliata, Licania stevensii, Macrolobium herrerae, Sipanea biflora* y *Unonopsis stevensii.* Las especies *Hirtella trichotoma, Licania stevensii, Macrolobium herrerae* y *Unonopsis stevensii* se consideran endémicas de esta región exclusivamente, mientras otras, como *Guatteria alata* y *Sipanea biflora,* en Costa Rica sólo se han observado aquí.

En general, los bosques mixtos de esta subregión están dominados por unas pocas especies arbóreas—en varios casos la combinación de *Carapa guianensis, Pentaclethra macroloba* y *Pterocarpus officinalis*—que en conjunto llegan a conformar más del 70% del área basal (Webb & Peralta, 1998). Sin embargo, estos autores claramente apuntan que a lo largo del paisaje se dan diferencias en la composición. Por ejemplo, más de la mitad de las especies (225 en total) registradas en dicho estudio se encontraron en un solo sitio.

Pentaclethra macroloba

La vegetación a lo largo de la costa del Caribe está dominada por extensas masas de importantes asociaciones, como los yolillales, donde abundan *Campnosperma panamense, Manicaria saccifera* y *Raphia taedigera.* En otros bosques abundan especies como *Apeiba membranacea, Calophyllum brasiliense, Carapa guianensis, Ceiba pentandra, Dialium guianense, Elaeis oleifera, Ficus insipida, Grias cauliflora, Hernandia didymantha, Lonchocarpus cruentus, Luehea seemannii, Manilkara spectabilis, Pentaclethra macroloba, Prioria copaifera, Pterocarpus officinalis, Simira maxonii, Symphonia globulifera, Tabebuia rosea, Terminalia oblonga* y *Virola koschnyi.* Entre las palmas, aparte de *Elaeis, Manicaria* y *Raphia,* destaca el alto predominio de *Astrocaryum alatum* a nivel del sotobosque. Algunos pantanos herbáceos son conspicuos y llegan a tener tamaños considerables, con especies tales como *Eichhornia crassipes, Pistia stratiotes, Salvinia* spp. y varias otras (especialmente de gramíneas y ciperáceas). *Eichhornia crassipes* a veces es tan densa que impide la navegación (Boza & Cevo, 2001).

rothyrium oblongum, Quassia amara, Sciadocephala dressleri, and *Styphnolobium* sp. nov. *Quassia amara* is sometimes common in the understory and middle layers of these forests. Some of these same elements are among those that we consider part of the characteristic flora of the Osa Peninsula, toward the southwest on the other side of the Talamancan mountain range, demonstrating a floristic as well as a climatic relationship between these two areas.

Swamp forest, Gandoca-Manzanillo National Wildlife Refuge (1999)

Continuing on toward Panama to the extreme southeast of Baja Talamanca, wherein lie sites such as Manzanillo, Gandoca, Bribrí, and Bratsi, slightly drier conditions prevail. This part of the subregion was mapped and classified as tropical moist forest by Tosi (1969) and Herrera & Gómez P. (1993). Even though these authors pointed out that there are no rain-free months in this area, some seasonality is indicated by the presence of certain species typical of the very seasonal Pacific slope, e.g., *Adelia triloba, Aphelandra aurantiaca, Brickellia diffusa, Brosimum alicastrum, Bunchosia macrophylla, Cayaponia racemosa, Cynometra hemitomophylla, Esenbeckia pentaphylla, Forchhammeria trifoliata, Garcinia macrophylla, Guatteria amplifolia, Hiraea reclinata, Ixora floribunda, I. nicaraguensis, Miconia lacera, Nectandra hihua, N. umbrosa, Notopleura capitata, Olmedia aspera, Omphalea diandra, Osa pulchra, Ryania speciosa, Tabernaemontana alba, Trattinnickia aspera,* and *Virola multiflora.*

A few species that are quite rare country-wide, but more or less common in this region, are *Abarema barbouriana, Agouticarpa williamsii, Alibertia utleyorum, Anaxagorea panamensis, Capparis filipes, C. heydeana, Chloroleucon eurycyclum, Duguetia panamensis, Guazuma invira, Herpetacanthus stenophyllus, Inga jefensis, Lunania parviflora, Manilkara spectabilis, Pentagonia costaricensis, P. hirsuta, Psychotria limonensis, P. sixaolensis, Sabal mauritiiformis, Stenanona panamensis, Unonopsis storkii,* and *Zygia confusa.*

The vegetation from the Llanura de Tortuguero to Baja Talamanca fits within Gómez P.'s (1982) Amazonian category, which he later (Gómez P., 1986) called the Costa Rican center; it comprises a mixture of elements from the northwestern Pacific slopes of South America and cis-Andean Amazonia along with species from Mesoamerica (Mexico–Panama). Some of the clearly Amazonian elements (especially those from the Atlantic coast of northern South America) that reach here are *Amanoa guia-*

Los grandes canales albergan en sus márgenes, aparte de algunas ya mencionadas, varias especies que se caracterizan por su preferencia de este hábitat, p. ej., *Acacia ruddiae, Allamanda cathartica, Amanoa guianensis, Andira inermis, Annona glabra, Combretum cacoucia, Corynostylis arborea, Crudia glaberrima, Desmoncus schippii, Ficus insipida, Hiraea faginea, Lonchocarpus densiflorus, L. luteomaculatus, Luehea seemannii, Machaerium falciforme, Pachira aquatica, Tabebuia rosea, Uncaria tomentosa, Vochysia guatemalensis* y *Zygia longifolia.* A veces *Crinum erubescens* forma grandes parches en los márgenes húmedos, donde el nivel del agua no supera el tamaño de la planta. También son conspicuas las extensas poblaciones de *Acrostichum aureum* y *Montrichardia arborescens.*

Como ya indicamos al mencionar la vegetación de las playas, la vegetación cercana a la costa tiene un carácter particular, por la frecuente presencia de varias especies adaptadas a los suelos arenosos, cuyo límite es la línea de marea alta. Uno de los elementos más evidentes y dominantes son las poblaciones de coco (*Cocos nucifera*), aunque otras especies que merecen ser citadas son *Annona glabra, Canavalia rosea, Chrysobalanus icaco, Coccoloba uvifera, Dalbergia brownei, D. ecastaphyllum, Dioclea wilsonii, Inga multijuga, Ipomoea pes-caprae, Morinda citrifolia, Talipariti tiliaceum, Terminalia catappa, Vigna adenantha, Xylosma panamensis, Zygia inaequalis* y *Z. latifolia.*

Baja Talamanca. Consideramos que esta subregión se extiende ligeramente desde el sur del Río Matina hasta la frontera con Panamá; conforme avanza hacia el sureste, presenta una disminución en la humedad y hay un número de elementos florísticos "propios". También es menor el área de bosques pantanosos, debido a la relativa cercanía de la Cordillera de Talamanca con el litoral Caribe, que además hace que el área y la amplitud de los terrenos planos se reduzca en forma significativa. Esta subregión cuenta también con mayor presencia de una topografía ondulada y pequeñas lomas que albergan una flora en cierto grado diferente.

Los bosques pantanosos que prevalecen contienen la misma diversidad florística señalada para los bosques bajo las mismas condiciones edáficas de la subregión antes descrita. Sin embargo, se nota una disminución en la abundancia de algunas especies dominantes, como *Pentaclethra macroloba,* mientras que otras, como *Anacardium excelsum, Brosimum alicastrum, Cordia diversifolia, Hura crepitans, Poulsenia armata, Prioria copaifera, Unonopsis storkii* y *Xylosma panamensis,* tienden a tener mayor presencia. La diferencia en la vegetación de esta subregión se nota más en suelos con mejor drenaje, lo cual favorece el desarrollo de especies como *Abarema barbouriana, Adenophaedra grandifolia, Chloroleucon eurycyclum, Cleidion castaneifolium, Dipteryx oleifera, Manilkara spectabilis, Minquartia guianensis, Naucleopsis ulei, Ormosia amazonica, Otoba acuminata, Pavonia oxyphyllaria, Pleurothyrium oblongum, Quassia amara, Sciadocephala dressleri* y *Styphnolobium* sp. nov. Aquí, *Quassia amara*

nensis, Chloroleucon eurycyclum, Gnetum leyboldii, Hura crepitans, Lonchocarpus densiflorus, Manicaria saccifera, Micropholis guyanensis, Otoba acuminata, Pouteria ramiflora, Prioria copaifera, Raphia taedigera, Sabal mauritiiformis, Zygia inaequalis, and *Z. latifolia.* There are also species from the Antilles, such as *Manilkara spectabilis* and *Morinda citrifolia.*

Within the elevational range (0–500 m) of this region, numerous species of palms are common and characteristic, e.g., *Asterogyne martiana, Bactris gracilior, B. hondurensis, Calyptrogyne condensata, C. ghiesbreghtiana, Chamaedorea pinnatifrons, C. tepejilote, Cryosophila warscewiczii, Euterpe precatoria, Geonoma congesta, G. interrupta, Iriartea deltoidea, Socratea exorrhiza, Synechanthus fibrosus, S. warscewiczianus,* and *Welfia regia.* Frequent to common species in other families include *Aechmea pittieri, A. pubescens, Alchorneopsis floribunda, Alsophila firma, Anaxagorea crassipetala, Anthurium acutangulum, A. cuspidatum, A. ochranthum, Becquerelia cymosa, Calathea leucostachys, Calliandra trinervia, Calophyllum brasiliense, Carapa guianensis, Chrysophyllum colombianum, Cleidion castaneifolium, Cyathea multiflora, Danaea nodosa, D. wendlandii, Dendropanax arboreus, Dipteryx oleifera, Drymonia macrophylla, D. turrialvae, Elaeagia auriculata, Elaphoglossum latum, Euphorbia elata, Guarea rhopalocarpa, Guatteria aeruginosa, G. diospyroides, Guzmania scherzeriana, Hieronyma alchorneoides, Hippotis panamensis, Homalomena wendlandii, Lomariopsis vestita, Macrolobium hartshornii, Manekia naranjoana, Marapanea assimilis, Matisia bracteolosa, M. ochrocalyx, Minquartia guianensis, Myriocarpa longipes, Naucleopsis naga, Otoba novogranatensis, Passiflora lancearia, Pausandra trianae, Philodendron aurantiifolium, Pleiostachya leiostachya, Pourouma bicolor, P. minor, Pouteria calistophylla, P. congestifolia, P. torta, Pseudolmedia mollis, Psychotria elata, P. panamensis, Pterocarpus rohrii, Quiina schippii, Stenospermation angustifolium, S. marantifolium, Stryphnodendron microstachyum, Talauma gloriensis, Tapirira guianensis, Tetrorchidium euryphyllum, Tillandsia anceps, T. monadelpha, Tovomita weddelliana, Virola koschnyi, V. sebifera, Vochysia ferruginea,* and *V. guatemalensis.*

This elevational range also harbors a combination of elements more abundant in mid- to high-elevation montane forests, many of which descend to very low elevations. Some of these are actually lowland species belonging to primarily highland families or genera, e.g., *Bomarea edulis, B. obovata* (Alstroemeriaceae), *Ilex skutchii* (Aquifoliaceae), *Hedyosmum scaberrimum* (Chloranthaceae), *Talauma gloriensis* (Magnoliaceae), and *Podocarpus guatemalensis* (Podocarpaceae). Others are species more common at higher elevations, or of high-elevation families or genera: *Ilex maxima* (Aquifoliaceae), *Hedyosmum bonplandianum* (Chloranthaceae), *Clethra costaricensis* and *C. hondurensis* (Clethraceae), *Nyssa talamancana* (Cornaceae), *Cavendishia axillaris, C. callista,* and *Sphyrospermum buxifolium* (Ericaceae), *Oreomunnea mexicana* (Juglandaceae), *Roupala glaberrima* (Proteaceae), and *Daphnopsis americana* (Thy-

llega a ser común en el sotobosque y en el estrato intermedio en bosques con suelos bien drenados. Varios de estos elementos están entre los que consideramos propios del patrón florístico de la Península de Osa, hacia el suroeste al otro lado de la Cordillera de Talamanca. Este hecho muestra una relación fitogeográfica entre ambas regiones, no sólo a nivel de la vegetación sino también del clima.

Al avanzar hacia el extremo sureste de esta subregión, correspondiente a Manzanillo, Gandoca, Bribrí, Bratsi y los alrededores, se nota un clima menos húmedo. Este sector fue "mapeado" y clasificado bajo la categoría de bosque húmedo tropical por Tosi (1969) y Herrera & Gómez P. (1993). Aunque los dos últimos autores señalaron que no hay meses secos, la presencia de varios elementos florísticos, como *Adelia triloba, Aphelandra aurantiaca, Brickellia diffusa, Brosimum alicastrum, Bunchosia macrophylla, Cayaponia racemosa, Cynometra hemitomophylla, Esenbeckia pentaphylla, Forchhammeria trifoliata, Garcinia macrophylla, Guatteria amplifolia, Hiraea reclinata, Ixora floribunda, I. nicaraguensis, Miconia lacera, Nectandra hihua, N. umbrosa, Notopleura capitata, Olmedia aspera, Omphalea diandra, Osa pulchra, Ryania speciosa, Tabernaemontana alba, Trattinnickia aspera* y *Virola multiflora,* indica que ocurre alguna estacionalidad, porque se sabe que estas especies son más frecuentes o prefieren climas estacionales de la vertiente pacífica.

Especies bastante raras en el país, algunas de ellas más o menos frecuentes en esta región, son *Abarema barbouriana, Agouticarpa williamsii, Alibertia utleyorum, Anaxagorea panamensis, Capparis filipes, C. heydeana, Chloroleucon eurycyclum, Duguetia panamensis, Guazuma invira, Herpetacanthus stenophyllus, Inga jefensis, Lunania parviflora, Manilkara spectabilis, Pentagonia costaricensis, P. hirsuta, Psychotria limonensis, P. sixaolensis, Sabal mauritiiformis, Stenanona panamensis, Unonopsis storkii* y *Zygia confusa.*

Estas dos subregiones—la Llanura de Tortuguero/Santa Clara y Baja Talamanca—caen dentro del tipo de vegetación que Gómez P. (1982) denominó amazónico y más tarde (Gómez P., 1986) llamó el centro costarricense, con una mezcla de elementos del Pacífico suramericano y de la Amazonia cisandina que se suman al elemento mesoamericano (México–Panamá). Algunos de estos elementos claramente amazónicos (y en especial del litoral atlántico norte de Suramérica) que incursionan en estas subregiones son *Amanoa guianensis, Chloroleucon eurycyclum, Gnetum leyboldii, Hura crepitans, Lonchocarpus densiflorus, Manicaria saccifera, Micropholis guyanensis, Otoba acuminata, Pouteria ramiflora, Prioria copaifera, Raphia taedigera, Sabal mauritiiformis, Zygia inaequalis* y *Z. latifolia.* También hay elementos aparentemente antillanos, tales como *Manilkara spectabilis* y *Morinda citrifolia.*

Dentro de la faja altitudinal 0–500 m en esta región están varias palmas que llegan a ser comunes, como *Asterogyne martiana, Bactris gracilior, B. hondurensis, Calyptrogyne condensata, C. ghiesbreghtiana, Chamaedorea pinnatifrons, C. tepejilote, Cryosophila warscewiczii, Euterpe precatoria, Geonoma congesta, G. interrupta, Iriartea*

melaeaceae). Finally, numerous higher-elevation species occur here that belong to families or genera with wide elevational distributions, e.g., *Tapirira mexicana* (Anacardiaceae), *Hieronyma oblonga* (Euphorbiaceae), *Manekia naranjoana* (Piperaceae), *Metteniusa tessmanniana* (Icacinaceae), *Passiflora tica* (Passifloraceae), and *Elaeagia auriculata* (Rubiaceae).

This phenomenon of elevational distribution has been mentioned by Gentry (1990) in a comparison at the family level among four Neotropical rain forests as well as for the Chocó lowlands of Colombia. Gentry also indicated that this phenomenon should probably be considered a local ecological effect rather than a reflection of far-reaching biogeographical trends (even though several of these families are Laurasian).

Pacific slope (lowlands, valleys, and minor mountain ranges)

The Pacific slope of Costa Rica, slightly larger than the Caribbean, has a territory of 26,585 km^2, with a more or less definite seasonality, and is drained by a dense hydrological network with strong erosional power. As with the Caribbean slope, roughly one half (51.1%) of this area lies between 0 and 300 m elevation (Herrera, 1985). Nevertheless, this slope has various isolated or subsidiary mountain ranges, separated from the main cordilleras, a feature lacking on the Caribbean slope. Here, the coastline extends for 1254 km, accounting for over 85% of the total coastline of the country; the coast is irregular, and more or less concave, as viewed from land (Gómez P., 1986).

The greater relief of the terrain (in comparison to that of the Caribbean side), the more marked seasonality (varying between one or two to five or six months; Herrera & Gómez P., 1993), and the greater diversity of life zones (from tropical dry forest to paramo; Tosi, 1969) contribute to the diversity of floristic patterns. Generally speaking, diversity in climate, flora, and vegetation patterns increases from the northwest toward the southeast.

This region can be divided into two large biogeographical blocks: the northwestern and the southeastern coastal regions. The boundary between the two lies approximately between the Río Grande de Tárcoles and Cerro Turrubares.

Northwestern coastal region

This area includes what we call the plains of Guanacaste and the Nicoya Peninsula.

Plains of Guanacaste. Numerous species of both tropical dry and wet forest attain their northern distributional limits in the vicinity of Hacienda Inocentes and the Los Almendros station of Guanacaste National Park. The Cordillera de Guanacaste ends in the north approximately at this point (Hacienda Inocentes). Toward the boundary with Nicaragua (close to Peñas Blancas and the Río Sapoá), the topography of this area is

deltoidea, Socratea exorrhiza, Synechanthus fibrosus, S. warscewiczianus y *Welfia regia.* Especies frecuentes a comunes de otras familias son *Aechmea pittieri, A. pubescens, Alchorneopsis floribunda, Alsophila firma, Anaxagorea crassipetala, Anthurium acutangulum, A. cuspidatum, A. ochranthum, Becquerelia cymosa, Calathea leucostachys, Calliandra trinervia, Calophyllum brasiliense, Carapa guianensis, Chrysophyllum colombianum, Cleidion castaneifolium, Cyathea multiflora, Danaea nodosa, D. wendlandii, Dendropanax arboreus, Dipteryx oleifera, Drymonia macrophylla, D. turrialvae, Elaeagia auriculata, Elaphoglossum latum, Euphorbia elata, Guarea rhopalocarpa, Guatteria aeruginosa, G. diospyroides, Guzmania scherzeriana, Hieronyma alchorneoides, Hippotis panamensis, Homalomena wendlandii, Lomariopsis vestita, Macrolobium hartshornii, Manekia naranjoana, Mapanea assimilis, Matisia bracteolosa, M. ochrocalyx, Minquartia guianensis, Myriocarpa longipes, Naucleopsis naga, Otoba novogranatensis, Passiflora lancearia, Pausandra trianae, Philodendron aurantiifolium, Pleiostachya leiostachya, Pourouma bicolor, P. minor, Pouteria calistophylla, P. congestifolia, P. torta, Pseudolmedia mollis, Psychotria elata, P. panamensis, Pterocarpus rohrii, Quiina schippii, Stenospermation angustifolium, S. marantifolium, Stryphnodendron microstachyum, Talauma gloriensis, Tapirira guianensis, Tetrorchidium euryphyllum, Tillandsia anceps, T. monadelpha, Tovomita weddelliana, Virola koschnyi, V. sebifera, Vochysia ferruginea* y *V. guatemalensis.*

En esta faja altitudinal también se da una combinación de elementos principalmente de bosque montano, de elevación media a alta, que descienden incluso hasta elevaciones muy bajas. Algunos de estos elementos son especies de tierras bajas, pero de familias o géneros más bien de altura, p. ej., *Bomarea edulis, B. obovata* (Alstroemeriaceae), *Ilex skutchii* (Aquifoliaceae), *Hedyosmum scaberrimum* (Chloranthaceae), *Talauma gloriensis* (Magnoliaceae) y *Podocarpus guatemalensis* (Podocarpaceae). Otras son especies más comunes en elevaciones altas, también de familias o géneros típicos de altura: *Ilex maxima* (Aquifoliaceae), *Hedyosmum bonplandianum* (Chloranthaceae), *Clethra costaricensis* y *C. hondurensis* (Clethraceae), *Nyssa talamancana* (Cornaceae), *Cavendishia axillaris, C. callista* y *Sphyrospermum buxifolium* (Ericaceae), *Oreomunnea mexicana* (Juglandaceae), *Roupala glaberrima* (Proteaceae) y *Daphnopsis americana* (Thymelaeaceae). Finalmente, hay especies que son más bien de altura pero de familias o géneros con amplia distribución altitudinal, p. ej., *Tapirira mexicana* (Anacardiaceae), *Hieronyma oblonga* (Euphorbiaceae), *Manekia naranjoana* (Piperaceae), *Metteniusa tessmanniana* (Icacinaceae), *Passiflora tica* (Passifloraceae) y *Elaeagia auriculata* (Rubiaceae).

Este fenómeno de distribución ya había sido señalado por Gentry (1990), al hacer un análisis a nivel de familias entre cuatro sitios de bosques lluviosos neotropicales; también apuntó que lo mismo se da en el Chocó colombiano. Además, mencionó que debemos asumir que este fenómeno se debe más a la ecología que a la biogeografía, aunque varias de estas familias son del tipo laurásico.

relatively flat to rolling, and no obvious geographic boundary exists between the Pacific and Caribbean slopes. Some of the elements of moist or wet forest that are found here are *Amyris pinnata, Cecropia obtusifolia, Cnestidium rufescens, Dendropanax arboreus, Enterolobium schomburgkii, Inga oerstediana, Ochroma pyramidale, Otoba novogranatensis, Passiflora vitifolia, Pourouma bicolor, Schefflera morototoni, Senna undulata, Trigonia laevis, Virola koschnyi, Vochysia ferruginea, V. guatemalensis,* and *Xylopia frutescens.* Some elements characteristic of dry forests are *Ayapana amygdalina, Barleria oenotheroides, Celtis iguanaea, Clidemia sericea, Cochlospermum vitifolium, Curatella americana, Davilla kunthii, Declieuxia fruticosa, Hippocratea volubilis, Miconia albicans, Ouratea lucens, Sida linifolia, Waltheria glomerata,* and *W. indica.*

Historically, the dry forest has been one of the habitats most affected by human activity, with induced fires associated with cattle and agriculture giving rise to much deforestation. When the Spaniards arrived, the whole Mesoamerican region had ca. 550,000 km^2 of tropical dry forest (more than 10 times the present area of Costa Rica); of that, less than 2% remains relatively pristine, and only 0.08% is designated as national parkland or other conservation areas (Janzen, 1986). In Costa Rica, the largest tracts of protected, natural dry forest are in Guanacaste and Palo Verde National Parks. The first attempt to enumerate their flora was that of Janzen & Liesner (1980). In general, the major proportion of this flora is made up of species ranging southward from Mexico or Guatemala. A good portion of these species also reach Panama, and some as far as northern Colombia, Venezuela, and the Guianas; still others are shared with the Antilles, and the remainder are either widespread in the American tropics or pantropical. Some of the species that do appear to reach their southern limit in this driest part of the country are *Agave seemanniana, Amphipterygium adstringens, Apoplanesia paniculata, Bourreria litoralis, Bursera graveolens, B. schlechtendalii, Capparis incana, C. pachaca, Ceiba aesculifolia, Colubrina arborescens, Cordia gerascanthus, Crateva palmeri, Croton axillaris, Erythroxylum rotundifolium, Esenbeckia berlandieri, Euphorbia colletioides, E. schlechtendalii, Forchhammeria pallida, Havardia campylacantha, Hybanthus calceolaria, Jacquinia nervosa, Jatropha costaricensis, Karwinskia calderonii, Krugiodendron ferreum, Lysiloma auritum, Martynia annua, Mimosa tricephala, Mortoniella pittieri, Morus celtidifolia, Pereskia lychnidiflora, Piptadenia flava, Piriqueta cistoides, Piscidia grandifolia, Pithecellobium furcatum, Plocosperma buxifolium, Podopterus mexicanus, Quercus oleoides, Rehdera trinervis, Schizachyrium malacostachyum, Schwenckia americana, Senna uniflora, Sida ciliaris, Sideroxylon stenospermum, Sphinga platyloba, Thouinia serrata,* and *Ziziphus guatemalensis.*

One of the most important areas of dry forest—not only in terms of diversity, but also for its geological history—is in the extreme northwest of the Pacific coast, encompassing the Santa Elena Peninsula and Punta Descartes. Geologically, the rocks of

Vertiente del Pacífico (tierras bajas, valles y serranías)

Esta vertiente comprende un territorio de 26,585 km^2 en Costa Rica, con marcado carácter estacional, drenado por una red hidrológica densa y con alto poder erosivo. Parecida a la vertiente del Caribe, el 51.1% del área está comprendido entre 0–300 m de elevación (Herrera, 1985). Sin embargo, hay varias serranías aisladas o subsidiarias de las cordilleras principales, fisiografía que prácticamente no existe en la vertiente del Caribe. El litoral del Pacífico tiene una extensión de 1254 km, lo que corresponde a más que 85% del litoral total del país; su costa es irregular y, en términos generales, es cóncava, vista desde la tierra (Gómez P., 1986).

La irregularidad del terreno (de mayor extensión si se compara con el litoral del Caribe), la mayor estacionalidad del clima (que varía desde uno o dos hasta cinco o seis meses secos; Herrera & Gómez P., 1993) y la mayor diversidad de zonas de vida (desde bosque seco tropical hasta bosque muy húmedo tropical; Tosi, 1969) contribuyen a que ocurran varios patrones de composición florística. Generalmente, la diversidad florística y climática y los patrones existentes aumentan del noroeste hacia el sureste.

Esta región se puede dividir en dos grandes bloques biogeográficos: la parte costera noroeste y la parte costera sureste. El límite entre los dos ocurre aproximadamente entre el Río Grande de Tárcoles y el Cerro Turrubares.

Región costera noroeste

Aquí se incluyen lo que llamamos las llanuras de Guanacaste y la Península de Nicoya.

Llanuras de Guanacaste. Varios elementos, tanto del bosque seco como del bosque muy húmedo tropical, encuentran su límite de distribución norte en los alrededores de la Hacienda Inocentes y el Puesto Los Almendros del Parque Nacional Guanacaste. Aproximadamente en este punto (Hacienda Inocentes) finaliza la Cordillera de Guanacaste. Hacia la frontera con Nicaragua (cerca de Peñas Blancas y el Río Sapoá), la topografía es relativamente plana a ondulada y no existe una fuerte barrera geográfica entre la vertiente del Pacífico y la del Caribe. Algunos de los elementos de bosque húmedo o muy húmedo de esta región son *Amyris pinnata, Cecropia obtusifolia, Cnestidium rufescens, Dendropanax arboreus, Enterolobium schomburgkii, Inga oerstediana, Ochroma pyramidale, Otoba novogranatensis, Passiflora vitifolia, Pourouma bicolor, Schefflera morototoni, Senna undulata, Trigonia laevis, Virola koschnyi, Vochysia ferruginea, V. guatemalensis* y *Xylopia frutescens.* Algunos elementos característicos de bosques secos son *Ayapana amygdalina, Barleria oenotheroides, Celtis iguanaea, Clidemia sericea, Cochlospermum vitifolium, Curatella americana, Davilla kunthii, Declieuxia fruticosa, Hippocratea volubilis, Miconia albicans, Ouratea lucens, Sida linifolia, Waltheria glomerata* y *W. indica.*

En la actualidad, el bosque seco tropical es uno de los hábitats que más fuertemente ha sido afectado por la actividad humana, con prácticas como agricultura, ganadería y

the Santa Elena Peninsula have been continually exposed for approximately 85 million years, fueling the observation that this is the oldest biotic neighborhood (longest continually above water) in Central America (Janzen, 1998). This antiquity, high temperatures, and soils made up mostly of serpentine rocks have given rise to a particular, semi-desert and isolated flora. The vegetation, in general, is dominated by herbs and shrubs with a few scattered small trees, mainly *Byrsonima crassifolia, Cochlospermum vitifolium, Curatella americana,* and *Roupala montana,* all of which are common throughout the region (see, e.g., Elizondo C. & Jiménez M., 1988; Vargas U., 2001). The savannas of the Santa Elena Peninsula are characterized by such grasses as *Hyparrhenia rufa, Paspalum pectinatum,* and *Trachypogon plumosus,* as well as by a number of other herbaceous or shrubby species, especially *Agave seemanniana, Bulbostylis paradoxa, Eriosema crinitum, E. diffusum, Krameria ixine, Rhynchospora barbata, Schoenocaulon officinale, Sida ciliaris, Simsia santarosensis, Stylosanthes humilis, S. viscosa,* and *Turnera diffusa.* Shrubs frequently found on exposed ridges and dry slopes include *Bursera graveolens, B. schlechtendalii, B. tomentosa, Calliandra rubescens, Colubrina triflora, Cordia guanacastensis, Coursetia elliptica, Croton niveus, Diphysa humilis, Erythroxylum rotundifolium, Euphorbia schlechtendalii, Helicteres guazumifolia, Lippia cardiostegia, L. graveolens, L. oxyphyllaria, Mimosa tricephala, Piptadenia flava,* and *Trixis inula.* Patches of forest in flat areas are made up primarily of tree species such as *Bursera simaruba, Dalbergia retusa, Enterolobium cyclocarpum, Guazuma ulmifolia, Quercus oleoides, Rehdera trinervis, Samanea saman,* and *Tabebuia ochracea.* The vegetation along watercourses, known also as gallery forest, is the home of such important species as *Astronium graveolens, Brosimum alicastrum, Cordia gerascanthus, Guaiacum sanctum, Hymenaea courbaril, Manilkara chicle, Stenocereus aragonii, Sterculia apetala, Swietenia macrophylla,* and *Terminalia oblonga;* these forest patches are the only refuge for some of these species. The coastal vegetation is varied, but some conspicuous elements are *Acacia riparia, Agave seemanniana, Amphipterygium adstringens, Bursera glabra, Caesalpinia bonduc, C. coriaria, C. eriostachys, C. platyloba, Haematoxylum brasiletto, Jouvea pilosa, Melocactus curvispinus, Opuntia guatemalensis, Phragmites australis, Physalis minuta, Prosopis juliflora, Sesuvium portulacastrum, Tephrosia cinerea,* and *Uniola pittieri* (some of which are found in Costa Rica only here).

The climate of the Santa Elena Peninsula is one of the driest in Costa Rica. Based on indicator species, it would appear that Santa Elena receives between 100 and 300 mm less annual precipitation than the average (1528 mm) recorded for Santa Rosa National Park (Janzen, 1998). Obviously, the climate and other factors already mentioned contribute to the special character of the vegetation here, which comprises dry, deciduous forest, with a few patches of evergreen or gallery forest in river basins or other places where sufficient water is close to the surface.

The vegetation here is dominated by species in families (listed here in order of abundance of individuals) such as Fabaceae (especially the subfamilies Faboideae and

Bosque húmedo, llanuras de Guanacaste, Cerro Pelado (2003)

quemas dando lugar a la deforestación. A la llegada de los españoles, en la región mesoamericana había 550,000 km^2 de bosque seco tropical (más que 10 veces el tamaño actual de Costa Rica) y hoy día sólo queda menos del 2% poco perturbado, y apenas 0.08% bajo categorías de parque nacional u otras áreas de conservación (Janzen, 1986). En Costa Rica, la mayor muestra de bosque seco protegido y conservado se encuentra en el Parque Nacional Guanacaste y el Parque Nacional Palo Verde. El primer aporte en la elaboración de una lista de su flora fue de Janzen & Liesner (1980). En general, la diversidad de este importante hábitat se compone en su mayoría de elementos de la flora mexicana o guatemalteca. Además, un número apreciable de especies tienen su límite de distribución sur no en Costa Rica sino en el Pacífico panameño, y otras alcanzan la parte norte de la costa de Colombia, Venezuela y las Guayanas; muchas otras son de origen antillano u ocurren también en esas islas, y el resto tiene una distribución muy amplia en América tropical o son pantropicales. Algunas de las especies que sí parecen tener su límite sur de distribución en esta parte más seca del país son *Agave seemanniana, Amphipterygium adstringens, Apoplanesia paniculata, Bourreria litoralis, Bursera graveolens, B. schlechtendalii, Capparis incana, C. pachaca, Ceiba aesculifolia, Colubrina arborescens, Cordia gerascanthus, Crateva palmeri, Croton axillaris, Erythroxylum rotundifolium, Esenbeckia berlandieri, Euphorbia colletioides, E. schlechtendalii, Forchhammeria pallida, Havardia campylacantha, Hybanthus calceolaria, Jacquinia nervosa, Jatropha costaricensis, Karwinskia calderonii, Krugiodendron ferreum, Lysiloma auritum, Martynia annua, Mimosa tricephala, Mortoniella pittieri, Morus celtidifolia, Pereskia lychnidiflora, Piptadenia flava, Piriqueta cistoides, Piscidia grandifolia, Pithecellobium furcatum, Plocosperma buxifolium, Podopterus mexicanus, Quercus oleoides, Rehdera trinervis, Schizachyrium malacostachyum, Schwenckia americana, Senna uniflora, Sida ciliaris, Sideroxylon stenospermum, Sphinga platyloba, Thouinia serrata* y *Ziziphus guatemalensis.*

Una de las partes más importantes de bosque seco—no sólo en diversidad, sino en historia geológica—se encuentra en el extremo noroeste de la costa pacífica, principalmente en el área que corresponde a la Península de Santa Elena y la Punta Descartes. Geológicamente, las rocas de esta península tienen 85 millones de años de estar expuestas y así el contorno se considera el más antiguo de Centroamérica (Janzen, 1998).

Mimosoideae), Poaceae, Cyperaceae, Bignoniaceae, Euphorbiaceae, Asteraceae, Convolvulaceae, Malvaceae, Moraceae, Rubiaceae, and Solanaceae. Other families such as Acanthaceae, Apocynaceae, Boraginaceae, Capparaceae, Malpighiaceae, Polygonaceae, Sapindaceae, Sterculiaceae, and Verbenaceae are conspicuous by virtue of their diversity of species. For some taxa, e.g., *Bursera,* Capparaceae, Convolvulaceae, Malvaceae, Polygonaceae, and Sterculiaceae, this is the part of the country in which they are most diverse. A corollary observation is that, in these dry forests, species diversity is noticeably low in families typically diverse in wetter forests, e.g., Araceae, Arecaceae, Bromeliaceae, Elaeocarpaceae, Gesneriaceae, Heliconiaceae, Lauraceae, Melastomataceae, Myrsinaceae, Orchidaceae, Piperaceae, and ferns in general.

Santa Elena Peninsula near Playa Potrero Grande (2000)

This dry forest association extends toward the southeast, primarily below 400 m elevation, although a few species, such as *Quercus oleoides,* range upward to ca. 900 m in the Cordillera de Guanacaste; others, including *Echeveria australis, Euphorbia schlechtendalii, Furcraea cabuya, Maytenus segoviarum, Plumeria rubra,* and *Selaginella pallescens,* ascend to 700–800 m in the Monteverde area (Haber, 2000a), and even higher elsewhere.

Toward the west coast, many dry forest species encounter on the Nicoya Peninsula a sort of climatic barrier, since the rainfall there is greater, with an annual average of 2000 mm (Herrera, 1985). Nevertheless, in the Río Tempisque valley an orographic rain-shadow effect gives rise to other areas of dry forest, as, e.g., in Palo Verde National Park, Lomas Barbudal, and Cerros El Rosario. These forests occur mostly on limestone outcrops, which confer their own distinct character to the terrain. Some species tend to be especially common here, e.g., *Aspidosperma megalocarpon, Bursera schlechtendalii, Erythroxylum havanense, Euphorbia schlechtendalii,* and *Guaiacum sanctum,* in some cases forming almost pure stands. Others, such as *Opuntia lutea, Pitcairnia cal-*

Esa condición de antigüedad, un clima de altas temperaturas y suelos compuestos en su mayor parte de rocas serpentinas contribuyen al establecimiento de una flora muy distinta, semidesértica y aislada. En general, la vegetación es de porte herbáceo a arbustivo o con árboles pequeños dispersos, principalmente *Byrsonima crassifolia, Cochlospermum vitifolium, Curatella americana* y *Roupala montana,* todas muy comunes por toda la zona (ver, p. ej., Elizondo C. & Jiménez M., 1988; Vargas U., 2001). Las sabanas de la Península de Santa Elena se caracterizan por gramíneas como *Hyparrhenia rufa, Paspalum pectinatum* y *Trachypogon plumosus,* así como por otras especies herbáceas o arbustivas, especialmente *Agave seemanniana, Bulbostylis paradoxa, Eriosema crinitum, E. diffusum, Krameria ixine, Rhynchospora barbata, Schoenocaulon officinale, Sida ciliaris, Simsia santarosensis, Stylosanthes humilis, S. viscosa* y *Turnera diffusa.* Entre los arbustos que frecuentemente se encuentran en las lomas y las laderas secas, se pueden citar los siguientes: *Bursera graveolens, B. schlechtendalii, B. tomentosa, Calliandra rubescens, Colubrina triflora, Cordia guanacastensis, Coursetia elliptica, Croton niveus, Diphysa humilis, Erythroxylum rotundifolium, Euphorbia schlechtendalii, Helicteres guazumifolia, Lippia cardiostegia, L. graveolens, L. oxyphyllaria, Mimosa tricephala, Piptadenia flava* y *Trixis inula.* Los parches de bosque en planicies están constituidos principalmente por especies arbóreas, como *Bursera simaruba, Dalbergia retusa, Enterolobium cyclocarpum, Guazuma ulmifolia, Quercus oleoides, Rehdera trinervis, Samanea saman* y *Tabebuia ochracea.* La vegetación a lo largo de los cursos de agua (bosque de galería) es el albergue de especies importantes como *Astronium graveolens, Brosimum alicastrum, Cordia gerascanthus, Guaiacum sanctum, Hymenaea courbaril, Manilkara chicle, Stenocereus aragonii, Sterculia apetala, Swietenia macrophylla* y *Terminalia oblonga;* estos parches son en muchos casos el único refugio para estas especies. La vegetación costera es variada, pero con algunos elementos conspicuos, como *Acacia riparia, Agave seemanniana, Amphipterygium adstringens, Bursera glabra, Caesalpinia bonduc, C. coriaria, C. eriostachys, C. platyloba, Haematoxylum brasiletto, Jouvea pilosa, Melocactus curvispinus, Opuntia guatemalensis, Phragmites australis, Physalis minuta, Prosopis juliflora, Sesuvium portulacastrum, Tephrosia cinerea* y *Uniola pittieri* (varios de los cuales son exclusivos de esta parte de Costa Rica).

El clima de la Península de Santa Elena es uno de los más secos de Costa Rica. Dada su composición en especies como indicadores biológicos, aparentemente caen 100–300 mm de precipitación menos con respecto al promedio (1528 mm) registrado en el Parque Nacional Santa Rosa (Janzen, 1998). Esas condiciones climáticas, además de otros factores ya indicados, generan características especiales en la vegetación. Sin embargo, el patrón florístico es de bosque seco y se caracteriza por una vegetación principalmente caducifolia, con algunos parches de bosques siempreverdes o de galería, los cuales ocupan las cuencas de los ríos y otros sitios donde la capa de agua es más o menos superficial.

cicola, Plocosperma buxifolium, and *Tradescantia petricola,* are restricted to this kind of substrate. In sharp contrast, due to the effects of annual inundations from the Tempisque watershed, the lower part of this valley has several more or less permanent marshlands with a rich aquatic flora, adding greatly to the overall diversity of the area.

The Palo Verde wetlands, among the most important of the region (see Crow et al., 1987), harbor about 100 species of aquatic plants (ca. 29% of the total for the country; Crow, 2002). In terms of shrubs, this area is dominated by *Acacia farnesiana, A. guanacastensis, Mimosa pigra,* and *Parkinsonia aculeata,* and in terms of herbs, by *Aeschynomene sensitiva, Cyperus giganteus, Echinochloa polystachya, Sesbania herbacea, Thalia geniculata,* and *Typha domingensis.* Many aquatic herbs are abundant in this area, including free-floating plants (*Azolla microphylla, Pistia stratiotes, Salvinia minima, Spirodela polyrhiza, Wolffiella welwitschii*), bottom-rooted plants with floating stems (*Ludwigia sedoides, Marsilea deflexa, Neptunia natans, Nymphaea ampla*), and largely submerged plants (*Bacopa repens, Ceratophyllum muricatum, Mayaca fluviatilis, Najas guadalupensis, Utricularia foliosa*). During the dry season, when the water level goes down, other species such as *Croton argenteus, Hydrolea spinosa, Ipomoea carnea,* and *Solanum campechiense* become abundant and conspicuous. For further information about these wetlands, see Crow & Rivera (1986), Hernández & Gómez-Laurito (1993), and Crow (2002).

A few elements from the Guanacaste dry forest plains that reach south along the coastal strip into the lower end of the Central Valley (at 800–900 m elevation) are *Acrocomia aculeata, Aphelandra scabra, Capparis frondosa, C. indica, Cedrela salvadorensis, Cydista heterophylla, Gyrocarpus jatrophifolius, Hiraea reclinata, Lippia cardiostegia, Loeselia glandulosa, Luehea alternifolia, Lycoseris grandis, Machaerium biovulatum, Nissolia fruticosa, Onoseris onoseroides, Poiretia punctata, Pterocarpus michelianus, Senna pilifera, Sloanea terniflora, Tecoma stans, Thouinidium decandrum, Trichilia americana,* and *Xylophragma seemannianum.* While not so extensive as those of Guanacaste, a few pockets of dry forest or lowland savannas are also found along the Río Grande de Tárcoles (near Cerro Rayos), in the valleys of the Candelaria and Térraba (near Boruca) rivers, and on the Osa and Burica Peninsulas. As pointed out previously here, the occurrence and diversity of dry forest gradually diminish southeastward, as average annual precipitation increases and seasonality decreases. In general terms, this pattern makes an obvious mark on the floristic landscape all along the Pacific coast.

Nicoya Peninsula. Being comprised principally of tropical moist and premontane wet forest (Tosi, 1969), the Nicoya Peninsula has a distinct flora, in which elements of both dry and wet climates come together. Furthermore, the terrain is quite irregular, with the highest peak reaching 983 m and supporting frequent fog.

Several species reflect the higher moisture of this area in combination with seasonality, and form part of a distinctive floristic pattern, e.g., *Acacia polyphylla, Anthurium*

La vegetación está dominada (aquí en orden por abundancia de individuos) por especies de las familias Fabaceae (en especial de las subfamilias Faboideae y Mimosoideae), Poaceae, Cyperaceae, Bignoniaceae, Euphorbiaceae, Asteraceae, Convolvulaceae, Malvaceae, Moraceae, Rubiaceae y Solanaceae. Otras familias tienen una importante contribución por la abundancia de sus especies, tales como Acanthaceae, Apocynaceae, Boraginaceae, Capparaceae, Malpighiaceae, Polygonaceae, Sapindaceae, Sterculiaceae y Verbenaceae. Para algunos táxones, como *Bursera,* Capparaceae, Convolvulaceae, Malvaceae, Polygonaceae y Sterculiaceae, es aquí donde son más diversos. En este hábitat de bosque seco es notable la disminución o la baja diversidad de especies en ciertas familias que tienen una diversidad alta en otros ambientes más húmedos, p. ej., Araceae, Arecaceae, Bromeliaceae, Elaeocarpaceae, Gesneriaceae, Heliconiaceae, Lauraceae, Melastomataceae, Myrsinaceae, Orchidaceae, Piperaceae y helechos en general.

El patrón florístico del bosque seco se extiende hacia el sureste, principalmente debajo de los 400 m de elevación, aunque algunos elementos, como *Quercus oleoides,* ascienden hasta ca. 900 m en la Cordillera de Guanacaste; otros, como *Echeveria australis, Euphorbia schlechtendalii, Furcraea cabuya, Maytenus segoviarum, Plumeria rubra* y *Selaginella pallescens,* alcanzan hasta 700–800 m en el área de Monteverde (Haber, 2000a), y aún más alto en otros sitios.

Hacia la costa oeste, los elementos del bosque seco encuentran como barrera (principalmente climática) la Península de Nicoya, que tiene un clima más húmedo, con una precipitación promedio de 2000 mm (Herrera, 1985). Sin embargo, en el valle del Río Tempisque existe un efecto orográfico de sombra donde se encuentra otra porción importante de bosque seco, como en el Parque Nacional Palo Verde, Lomas Barbudal y los Cerros El Rosario. Allí, el bosque seco está asentado principalmente sobre terrenos de rocas calcáreas, lo cual le confiere un aspecto distinto. Algunas especies, como *Aspidosperma megalocarpon, Bursera schlechtendalii, Erythroxylum havanense, Euphorbia schlechtendalii* y *Guaiacum sanctum,* tienden a ser más comunes e incluso a llegar a formar rodales casi puros. Otras, p. ej., *Opuntia lutea, Pitcairnia calcicola, Plocosperma buxifolium* y *Tradescantia petricola,* están restringidas a ese tipo de suelos. Por otro lado, la parte baja de este valle, por el efecto de anegamiento anual, contiene varios humedales más o menos permanentes, con una flora rica en plantas acuáticas que aumenta la diversidad total del área.

El humedal Palo Verde, entre los más importantes de esta región (ver Crow et al., 1987), contiene cerca de 100 especies de plantas acuáticas (ca. 29% del total del país; Crow, 2002). Allí, la parte arbustiva está dominada por *Acacia farnesiana, A. guanacastensis, Mimosa pigra* y *Parkinsonia aculeata,* y la parte herbácea por *Aeschynomene sensitiva, Cyperus giganteus, Echinochloa polystachya, Sesbania herbacea, Thalia geniculata* y *Typha domingensis.* En este hábitat abundan varias hierbas, inclusive plantas flotantes libres (*Azolla microphylla, Pistia stratiotes, Salvinia minima, Spirodela*

salvinii, Aspidosperma megalocarpon, Bernoullia flammea, Calathea inocephala, Capparis amplissima, Carloduvica drudei, Chamaedorea tepejilote, Copaifera aromatica, Cupania rufescens, Cyclanthus bipartitus, Desmoncus schippii, Dieffenbachia oerstedii, Guarea grandifolia, Inga sapindoides, Kohleria tubiflora, Lacistema aggregatum, Miconia impetiolaris, Monstera adansonii, Nectandra martinicensis, N. reticulata, Omphalea diandra, Oxandra venezuelana, Peltastes isthmicus, Piper reticulatum, Platymiscium curuense, Pouteria campechiana, Stizophyllum riparium, Tillandsia brachycaulos, T. caput-medusae, Trichilia pleeana, and *Wigandia urens.*

The flora of the Nicoya Peninsula is very similar to that found along the coast of the central Pacific region, especially in the vicinity of Río Barranca (Macacona and Esparza) and Carara National Park, evidence that the peninsula may have been connected to this part of the coast. A few species that are here more or less at their northern limit (or for various reasons appear to be derived from the southeast) include *Aspidosperma megalocarpon, Bactris baileyana, Capparis amplissima, Carloduvica drudei, Connarus panamensis, Copaifera camibar, Cupania rufescens, Cyclanthus bipartitus, Desmoncus schippii, Erythrochiton gymnanthus, Inga multijuga, Mabea excelsa, Machaerium microphyllum, Myroxylon balsamum, Oxandra venezuelana, Palicourea guianensis, Pelliciera rhizophorae, Peltastes isthmicus, Piper reticulatum, Pithecellobium hymenaeifolium,* and *Rollinia mucosa.*

The Nicoya Peninsula is in much need of further botanical exploration to achieve a better understanding of its floristic relationships to other areas. Based on what little is known, the flora seems most similar to that of the central and southern part of the Pacific coast. Least known are the highest peaks, which surely must harbor many species of phytogeographic interest.

Southeastern coastal region

This complex region is made up of numerous ecosystems, delimited primarily by valleys, watersheds, and subsidiary mountain ranges. For the purposes of this discussion we divide it into an intermountain plateau, subsidiary ranges, valleys, and a coastal belt.

Intermountain plateau. To the south of the main large valley (i.e., the Central Valley), between the Pacific coast and the Cordillera de Talamanca, rises a series of subsidiary mountain ranges of medium (1000–2000 m) elevation that form numerous small intermountain valleys. The resulting topographic and climatic diversity is obviously reflected in the vegetation which is, in general, quite different from that of the northeastern part of the Pacific slope.

Below 1000–1200 m elevation in the Central Valley (but especially obvious below 800 m), an association of species is found that appears to be influenced principally by dry forest elements from the north and moist forest elements from the south. Only patches of this ecosystem remain, the most conspicuous (if not the only) one being the

polyrhiza, Wolffiella welwitschii), plantas arraigadas con tallos flotantes (*Ludwigia sedoides, Marsilea deflexa, Neptunia natans, Nymphaea ampla*) y plantas en gran medida sumergidas (*Bacopa repens, Ceratophyllum muricatum, Mayaca fluviatilis, Najas guadalupensis, Utricularia foliosa*). Durante la estación seca y al disminuir el nivel del agua, proliferan especies como *Croton argenteus, Hydrolea spinosa, Ipomoea carnea* y *Solanum campechiense.* Para más información, ver Crow & Rivera (1986), Hernández & Gómez-Laurito (1993) y Crow (2002).

Algunos elementos del bosque seco de las llanuras de Guanacaste que se extienden a través de la faja costera hasta el Valle Central (a una elevación de 800–900 m) son: *Acrocomia aculeata, Aphelandra scabra, Capparis frondosa, C. indica, Cedrela salvadorensis, Cydista heterophylla, Gyrocarpus jatrophifolius, Hiraea reclinata, Lippia cardiostegia, Loeselia glandulosa, Luehea alternifolia, Lycoseris grandis, Machaerium biovulatum, Nissolia fruticosa, Onoseris onoseroides, Poiretia punctata, Pterocarpus michelianus, Senna pilifera, Sloanea terniflora, Tecoma stans, Thouinidium decandrum, Trichilia americana* y *Xylophragma seemannianum.* Aunque no tan extensas como las de Guanacaste, ciertas formaciones de bosques secos o sabanas de tierras bajas se encuentran alrededor del Río Grande de Tárcoles (cerca del Cerro Rayos), en el valle del Río Grande de Candelaria, en los alrededores del cañón del Río Grande de Térraba (por Boruca) y en las penínsulas de Osa y Burica (ver más adelante). Según lo descrito previamente, el patrón de vegetación del bosque seco disminuye paulatinamente en diversidad hacia el sureste, dada la condición de aumento en la humedad y menor estacionalidad. Además, en términos generales, este patrón imprime un efecto especial en el paisaje florístico a lo largo de la costa pacífica.

Península de Nicoya. Por estar compuesta principalmente por las zonas de vida bosque húmedo tropical y bosque muy húmedo premontano (Tosi, 1969), la Península de Nicoya tiene una composición florística distinta, donde se conjugan elementos de clima seco y húmedo. Además, presenta una topografía bastante irregular, cuya elevación máxima es de 983 m, con condiciones de niebla.

La presencia de varias especies evidencia la condición de mayor humedad en combinación con una clara estacionalidad, provocando un patrón florístico distintivo; algunas de ellas son *Acacia polyphylla, Anthurium salvinii, Aspidosperma megalocarpon, Bernoullia flammea, Calathea inocephala, Capparis amplissima, Carloduvica drudei, Chamaedorea tepejilote, Copaifera aromatica, Cupania rufescens, Cyclanthus bipartitus, Desmoncus schippii, Dieffenbachia oerstedii, Guarea grandifolia, Inga sapindoides, Kohleria tubiflora, Lacistema aggregatum, Miconia impetiolaris, Monstera adansonii, Nectandra martinicensis, N. reticulata, Omphalea diandra, Oxandra venezuelana, Peltastes isthmicus, Piper reticulatum, Platymiscium curuense, Pouteria campechiana, Stizophyllum riparium, Tillandsia brachycaulos, T. caput-medusae, Trichilia pleeana* y *Wigandia urens.*

El Rodeo Protection Zone, near Santa Ana. Besides many of the species typical of dry forest mentioned above that are found here, we should also point out numerous others for their rarity, unusual distribution or endemism, e.g.: *Acacia polyphylla, Aspidosperma rigidum, Chamaecrista rotundifolia, Deppea inaequalis, Dracontium soconuscum, Euphorbia chiapensis, E. pulcherrima, Hauya elegans*, *Inga herrerae* (endemic), *Ipomoea santae-rosae, Lycianthes grandifrons, Myroxylon balsamum, Pogonopus exsertus, Polybotrya sorbifolia, Prionostemma asperum, Rondeletia aspera* (endemic), *Salvia costaricensis* (endemic), *Syngonium wendlandii* (endemic), *Zinowiewia integerrima,* and *Zamia fairchildiana.* A study of the trees of this area showed that the families with most species are Fabaceae, Lauraceae, and Moraceae (in decreasing order), while the species with the most individuals (also in decreasing order) are *Pseudolmedia oxyphyllaria, Clarisia racemosa, Heisteria concinna, Brosimum alicastrum,* and *Tapirira mexicana* (Cascante M. & Estrada Ch., 2001). For more detailed information about this flora, see Fournier O. et al. (1985) and Cascante M. & Estrada Ch. (1999).

Hauya elegans

The native vegetation of the Central Valley above 1000 m is today scarcely evident, having been degraded by agriculture and urban sprawl since even before Wercklé (1909) and Standley (1937b), who gave scant description of that flora. Nevertheless, the vegetation can be divided into a western sector, around the present capital city of San José, and an eastern sector (sometimes called the El Guarco Valley), around the city of Cartago. The western sector is characterized by a flora similar to that of the middle elevations to the north, combined with certain elements more or less specific to such human-influenced habitat. A few of these species are *Acacia angustissima, Acnistus arborescens, Ageratum conyzoides, Annona cherimola, Anoda cristata, Calliandra calothyrsus, Casimiroa sapota, Cestrum pittieri, Cordia eriostigma, C. spinescens, Crotalaria vitellina, Croton draco, Cupania glabra, Diphysa americana, Ehretia latifolia, Erythrina berteroana, Euphorbia hoffmanniana, Ficus costaricana, F. jimenezii, Guatteria oliviformis, Hauya elegans, Inga densiflora, I. oerstediana, I. punctata, Jaegeria hirta, Mauria heterophylla, Melampodium perfoliatum, Montanoa hibiscifolia, Nicandra physalodes, Peltostigma pteleoides, Persea caerulea, Psidium guineense, Quercus cortesii, Q. oocarpa, Rhamnus capraeifolia, Ricinus communis, Robinsonella*

Península de Nicoya por Malpaís (1996)

El patrón florístico de la Península de Nicoya tiene una similitud muy estrecha con el que se encuentra en la parte central de la costa pacífica, principalmente en los alrededores del Río Barranca (Macacona y Esparza) y el Parque Nacional Carara, evidenciando que esta península pudo haber estado unida a esa parte de la costa. Ese patrón incluye un cierto número de especies que tienen una distribución más bien desde el sureste, p. ej., *Aspidosperma megalocarpon, Bactris baileyana, Capparis amplissima, Carloduvica drudei, Connarus panamensis, Copaifera camibar, Cupania rufescens, Cyclanthus bipartitus, Desmoncus schippii, Erythrochiton gymnanthus, Inga multijuga, Mabea excelsa, Machaerium microphyllum, Myroxylon balsamum, Oxandra venezuelana, Palicourea guianensis, Pelliciera rhizophorae, Peltastes isthmicus, Piper reticulatum, Pithecellobium hymenaeifolium* y *Rollinia mucosa.*

La Península de Nicoya requiere más exploraciones botánicas para obtener un mejor panorama de sus relaciones florísticas, aunque varios de los elementos citados arriba indican que su relación es más con el patrón presente en la parte central y sureste de la costa pacífica. La vegetación de los puntos más altos se conoce poco y sería interesante conocer más sobre su fitogeografía.

Región costera sureste

Esta región se compone de una variada cantidad de ecosistemas, delimitados principalmente por la existencia de valles, cuencas y serranías. A *grosso modo*, podemos dividirla en una meseta intermontana, serranías, valles y una faja costera.

Meseta intermontana. Al sur del gran valle intermontano (conocido como Valle Central o Meseta Central) existen varios patrones o tipos de vegetación que provocan cambios significativos en la diversidad; estos cambios se producen principalmente por factores topográficos, debido a la presencia de una serie de serranías de elevaciones

lindeniana, Salix humboldtiana, Sapium glandulosum, Spondias purpurea, Stemmadenia litoralis, Tagetes filifolia, Trichilia havanensis, Trixis inula, Turpinia occidentalis, Vernonia triflosculosa, Viguiera cordata, Yucca guatemalensis, Zanthoxylum limoncello, and *Zapoteca tetragona.* Various of these species are shared with the eastern sector of the Central Valley, which has a colder, cloudier climate, more enclosed by mountains and floristically influenced by the proximity of the Cordillera de Talamanca to the south. The landscape here has been perhaps even more modified by intensive agriculture than that of the western sector. A few of the species characteristic of this valley are *Ageratina pichinchensis, Alstonia pittieri, Amphitecna sessilifolia, Bidens reptans, Castilleja arvensis, Citronella costaricensis, Conostegia macrantha, C. oerstediana, Crossopetalum tonduzii, Croton hoffmannii, C. niveus, C. ortholobus, Dahlia imperialis, Dalea leporina, Ficus tuerckheimii, F. velutina, Forestiera cartaginensis, Hyptis urticoides, Ilex lamprophylla, Miconia tonduzii, Monochaetum floribundum, Morus insignis, Myrcianthes montana, Ocotea mollicella, Persea schiedeana, Psittacanthus schiedeanus, Randia armata, Toxicodendron striatum, Sageretia elegans, Sambucus canadensis, Serjania racemosa, Stachys costaricensis, Trifolium dubium, Vallesia aurantiaca, Viburnum stellatotomentosum,* and *Wigandia urens.*

Subsidiary mountain ranges. Several middle-elevation mountain ranges lie between the Cordillera de Talamanca (see Cordilleras, above) and the Pacific coast. These, of course, have considerable influence on the floristic composition of the area. The mountains from the Cerros de Escazú to the Los Santos region feature a flora derived primarily from that of the Cordillera de Talamanca, as is perhaps most evident (in the tree flora) by the numerous species of oaks, especially *Quercus bumelioides, Q. costaricensis,* and *Q. oocarpa.* Other species corresponding to this pattern include *Alnus acuminata, Billia hippocastanum, Cleyera theoides, Cornus disciflora, Eugenia cartagensis, Freziera candicans, F. friedrichsthaliana, Fuchsia paniculata, Myrcianthes rhopaloides, Oreopanax xalapensis, Vaccinium consanguineum,* and *Wercklea lutea.* The 1000–1800 m elevational band in this area is characterized by a combination of species that come either from higher elevations of the Talamanca range or from the lower and warmer coastal band. These include *Abutilon striatum, Acnistus arborescens, Alonsoa meridionalis, Alstonia pittieri, Anoda cristata, Anthurium salvinii, A. scandens, A. standleyi, Aphelandra leonardii, Ardisia quadrata, Arenaria lanuginosa, Axinaea costaricensis, Axonopus fissifolius, Begonia oaxacana, Bouvardia glabra, Brickellia argyrolepis, Buchnera pusilla, Calatola costaricensis, Casearia tacanensis, Cedrela tonduzii, Cestrum tomentosum, Chaetium bromoides, Cirsium subcoriaceum, Cissampelos pareira, Cleome viridiflora, Cleyera theoides, Cologania broussonetii, Conyza chilensis, Costus barbatus, C. montanus, Croton mexicanus, C. xalapensis, Cunila leucantha, Dalbergia calycina, Desmodium caripense, Elateriopsis oerstedii, Epiphyllum cartagense, Forsteronia myriantha, Geranium guatemalense, Hauya elegans, Hebanthe grandiflora, Holcus lanatus, Hypoestes phyllostachya, Iresine nigra, Juncus*

medias (1000–2000 m) situadas entre la costa y las cordilleras Central y de Talamanca. Esto también ha creado pequeños valles intermontanos, que a su vez hacen que la parte sureste de la vertiente del Pacífico sea más irregular que la parte noroeste y contenga un clima también más diverso.

Es notable que, por debajo de 1000–1200 m de elevación en el Valle Central (pero especialmente obvio a menos de 800 m), existe un patrón de composición florística principalmente influenciado por elementos del Pacífico seco y del Pacífico húmedo del sur. Este ecosistema (que casi ha desaparecido) es quizás uno de los pocos reductos (si no el único) de esta vegetación y se encuentra en la Zona Protectora El Rodeo, por Santa Ana. Además de los elementos del patrón de bosque seco antes mencionados, añadiremos varios más por su rareza, particular distribución o condición de endemismo en el país, p. ej., *Acacia polyphylla, Aspidosperma rigidum, Chamaecrista rotundifolia, Deppea inaequalis, Dracontium soconuscum, Euphorbia chiapensis, E. pulcherrima, Hauya elegans, Inga herrerae* (endémica), *Ipomoea santae-rosae, Lycianthes grandifrons, Myroxylon balsamum, Pogonopus exsertus, Polybotrya sorbifolia, Prionostemma asperum, Rondeletia aspera* (endémica), *Salvia costaricensis* (endémica), *Syngonium wendlandii* (endémica), *Zinowiewia integerrima* y *Zamia fairchildiana.* Un estudio sobre la vegetación arbórea revela que las familias con mayor número de especies (en ese orden) son Fabaceae, Lauraceae y Moraceae, mientras que las especies con mayor número de individuos (en ese orden) son *Pseudolmedia oxyphyllaria, Clarisia racemosa, Heisteria concinna, Brosimum alicastrum* y *Tapirira mexicana* (Cascante M. & Estrada Ch., 2001). Para más información detallada sobre su flora, ver Fournier O. et al. (1985) y Cascante M. & Estrada Ch. (1999).

La vegetación del Valle Central que se encuentra por encima de 1000 m de elevación registra un fuerte deterioro desde hace muchos años, aún desde las épocas de Wercklé (1909) y Standley (1937b), quienes no proporcionaron mayores datos descriptivos acerca de su flora. Sin embargo, se puede dividir la vegetación entre la del Valle Central Occidental (los alrededores de San José) y la del Valle Central Oriental o Valle del Guarco (los alrededores de Cartago). El Valle Central Occidental se caracteriza porque su flora contiene muchos elementos de la faja media altitudinal de las cordilleras del norte del país, que son compartidos con este valle o son muy propios del mismo, como reflejo de su ambiente perturbado, el cual ha perdido su conexión florística. Algunos de estos elementos son *Acacia angustissima, Acnistus arborescens, Ageratum conyzoides, Annona cherimola, Anoda cristata, Calliandra calothyrsus, Casimiroa sapota, Cestrum pittieri, Cordia eriostigma, C. spinescens, Crotalaria vitellina, Croton draco, Cupania glabra, Diphysa americana, Ehretia latifolia, Erythrina berteroana, Euphorbia hoffmanniana, Ficus costaricana, F. jimenezii, Guatteria oliviformis, Inga densiflora, I. oerstediana, I. punctata, Jaegeria hirta, Mauria heterophylla, Melampodium perfoliatum, Montanoa hibiscifolia, Nicandra physalodes, Peltostigma pteleoides, Persea caerulea, Psidium guineense, Quercus cortesii, Q. oocarpa, Rhamnus capraeifolia, Ricinus communis, Robinsonella lindeniana, Salix humboldtiana,*

bufonius, Justicia arborescens, Litsea glaucescens, Loeselia glandulosa, Macrohasseltia macroterantha, Macrocnemum roseum, Mandevilla veraguasensis, Martinella obovata, Meliosma idiopoda, Miconia lauriformis, Molinadendron guatemalense, Monotropa uniflora, Montanoa guatemalensis, Nectandra cufudontisii, Ocotea praetermissa, Passiflora adenopoda, Philodendron anisotomum, Phyllanthus anisolobus, Pisonia silvatica, Pitcairnia heterophylla, P. maïdifolia, Plantago australis, Pleuropetalum sprucei, Polygala paniculata, Polystichum hartwegii, Rhipidocladum pittieri, Rhipsalis micrantha, Sambucus canadensis, Sapranthus viridiflorus, Schaefferia frutescens, Selaginella pallescens, Senna guatemalensis, Sida urens, Sideroxylon portoricense, Solanum torvum, Stemmadenia litoralis, Styrax glabrescens, Tectaria mexicana, T. pilosa, Thalictrum lankesteri, Tillandsia complanata, T. juncea, Valeriana candolleana, V. urticifolia, Viburnum costaricanum, and *V. stellatotomentosum.* Some species have been found in Costa Rica only from this area, e.g., *Abutilon striatum, Bouvardia longiflora, Cunila leucantha, Dalbergia calycina, Lepanthes guardiana, L. hamulifera, Litsea glaucescens, Molinadendron guatemalense, Schaefferia frutescens, Senna williamsii,* and *Serjania phaseoloides.*

For these and other species not widespread in Costa Rica, such as *Hauya elegans* and *Pogonopus exsertus,* this region is critical habitat. Some of the upper-elevation species of this association are scattered across this region, roughly in a southwesterly direction, by way of the Chonta, Nara, and Costeña ridges. These ridges, however, being of lower elevation and closer to the coast, have a flora derived more from the south and from lower elevations. Recent botanical exploration in the area of Fila Chonta and Cerro Nara has revealed interesting elements in common with areas much to the north and to the south, as well as species endemic to the area; continued exploration will undoubtedly reap many more such discoveries. A few of the montane species of interest are *Alfaroa costaricensis, A. mexicana, Hedyosmum bonplandianum, Macrohasseltia macroterantha, Phyllonoma ruscifolia, Quercus* spp., *Ticodendron incognitum,* and *Weinmannia laurina.* In general, this area appears to be rich in endemic species or species disjunct from distant countries (see the chapter on Novelties).

It is also worth mentioning that a recent study of this region (INBio & MNCR, 2001) found a number of species (e.g., *Anthodiscus chocoensis, Inga golfodulcensis,* and *Parkia pendula*) at ca. 800–1000 m elevation in common with the Osa Peninsula, outside and above their previously known range. Certainly, forests below 500 m elevation in this area are made up primarily of species in common with the Pacific coastal region to the southeast.

Among the subsidiary ranges, the coastal range (Fila Costeña) is the most isolated from the main Talamanca cordillera, separated from it by the broad General and Coto Brus Valleys (see more below about these), with which it also shares much of its flora. This range is split into northern and southern sections by the Río Grande de Térraba, which flows to the sea near Palmar Norte. In the northern part, its peaks (from Fila Tinamastes to Fila Retinto) range in elevation from 600 to 1100 m, and near these summits

Sapium glandulosum, Spondias purpurea, Stemmadenia litoralis, Tagetes filifolia, Trichilia havanensis, Trixis inula, Turpinia occidentalis, Vernonia triflosculosa, Viguiera cordata, Yucca guatemalensis, Zanthoxylum limoncello y *Zapoteca tetragona.* Varias de estas especies también las comparte con el Valle Central Oriental, el cual tiene un clima mas frío y brumoso, está más encerrado por montañas o serranías, está más influenciado florísticamente por elementos de la Cordillera de Talamanca y, por último, ha sido muy modificado por la intensa actividad agrícola. Otros elementos más característicos de este valle son *Ageratina pichinchensis, Alstonia pittieri, Amphitecna sessilifolia, Bidens reptans, Castilleja arvensis, Citronella costaricensis, Conostegia macrantha, C. oerstediana, Crossopetalum tonduzii, Croton hoffmannii, C. niveus, C. ortholobus, Dahlia imperialis, Dalea leporina, Ficus tuerckheimii, F. velutina, Forestiera cartaginensis, Hyptis urticoides, Ilex lamprophylla, Miconia tonduzii, Monochaetum floribundum, Morus insignis, Myrcianthes montana, Ocotea mollicella, Persea schiedeana, Psittacanthus schiedeanus, Randia armata, Toxicodendron striatum, Sageretia elegans, Sambucus canadensis, Serjania racemosa, Stachys costaricensis, Trifolium dubium, Vallesia aurantiaca, Viburnum stellatotomentosum* y *Wigandia urens.*

Serranías. Las serranías son unidades montañosas de elevación media que geográficamente se encuentran entre la Cordillera de Talamanca (ver más atrás) y la costa del Pacífico, lo cual ejerce un efecto significativo en la composición florística en general. Las serranías desde los Cerros de Escazú hasta la región de Los Santos están compuestas principalmente por una flora de elementos también prevalecientes en la Cordillera de Talamanca, lo cual se refleja en una mayor presencia y predominio de especies arbóreas del género *Quercus,* principalmente *Q. bumelioides, Q. costaricensis* y *Q. oocarpa.* Otras especies del mismo patrón son *Alnus acuminata, Billia hippocastanum, Cleyera theoides, Cornus disciflora, Eugenia cartagensis, Freziera candicans,*

Cerros de Escazú desde San Isidro de Heredia (2003)

Fila Tinamastes (1996)

one finds a group of species characteristic of premontane wet or rain forest, such as: *Ageratum conyzoides, Alsophila erinacea, Banara guianensis, Bomarea obovata, Centropogon granulosus, Clethra costaricensis, Cordia spinescens, Guzmania patula, Hedyosmum bonplandianum, Ilex guianensis, Mikania banisteriae, Myrsine coriacea, Persea caerulea, Rhipidocladum racemiflorum, Stauranthus perforatus, Symbolanthus calygonus, Tibouchina longifolia, Turpinia occidentalis, Vernonia brachiata,* and *Zapoteca tetragona;* as well as some species characteristic of warmer savannas, e.g.: *Alibertia edulis, Indigofera lespedezioides, Mandevilla subsagittata, Melochia villosa, Miconia impetiolaris,* and *Xylopia aromatica.*

The southern part of the coastal range is made up of a series of smaller ridges—Coquito, Anguciana, Cruces, and Zapote—with maximum elevations between ca. 1000 and 1700 m. It is less isolated than the northern part from the Cordillera de Talamanca, by the Coto Brus Valley, narrower and higher than the General Valley. Thus, the vegetation is made up of elements characteristic of the Talamancan premontane wet or rain forest life zones, including such species as *Alchornea glandulosa, Alsophila firma, Anthurium hoffmannii, Ardisia opegrapha, Billia hippocastanum, Brunellia comocladifolia, Casearia tacanensis, Cedrela tonduzii, Chamaedorea pinnatifrons, Cinchona pubescens, Cordia spinescens, Desmopsis maxonii, D. oerstedii, Elaeagia auriculata, Inga exalata, Liabum bourgeaui, Lippia myriocephala, Macrocarpaea valerioi, Ocotea tonduzii, Oreopanax xalapensis, Pseudolmedia oxyphyllaria, Quercus* spp., *Sapium pachystachys, Schefflera robusta, Trophis mexicana, Verbesina oerstediana, Wercklea lutea,* and *Xylosma quichensis.* Some species found commonly at lower elevations along the Pacific coast also occur here, e.g.: *Chamaedorea costaricana, Condaminea corymbosa, Licania operculipetala, Margaritaria nobilis, Picramnia antidesma, Prestonia portobellensis, Psychotria deflexa, P. marginata,* and *Zamia fairchildiana.*

Valley of the Río Grande de Candelaria. We feel it is necessary to discuss this valley briefly, given that it is a somewhat isolated, semiarid or arid microclimate. The dry conditions along this river system (down to where it joins the Río Pirrís to form the Río Parrita) must be induced by the orographic effect of the surrounding mountains, especially Cerros Turrubares and Caraigres (Dragón), and also those in the region of Santiago de Puriscal and San Ignacio de Acosta. Some of the dry forest species found here are otherwise known only from the Guanacaste dry forest and from along the Río Grande de Térraba; others are more widespread. A few of these dry forest elements are

F. friedrichsthaliana, Fuchsia paniculata, Myrcianthes rhopaloides, Oreopanax xalapensis, Vaccinium consanguineum y *Wercklea lutea.* Lo que podríamos llamar la faja media (1000–1800 m) de estas serranías se caracteriza por una combinación de especies, las cuales o bien descienden desde la Cordillera de Talamanca o ascienden desde la faja costera, donde hay un clima más caliente. Algunas de estas especies son *Abutilon striatum, Acnistus arborescens, Alonsoa meridionalis, Alstonia pittieri, Anoda cristata, Anthurium salvinii, A. scandens, A. standleyi, Aphelandra leonardii, Ardisia quadrata, Arenaria lanuginosa, Axinaea costaricensis, Axonopus fissifolius, Begonia oaxacana, Bouvardia glabra, Brickellia argyrolepis, Buchnera pusilla, Calatola costaricensis, Casearia tacanensis, Cedrela tonduzii, Cestrum tomentosum, Chaetium bromoides, Cirsium subcoriaceum, Cissampelos pareira, Cleome viridiflora, Cleyera theoides, Cologania broussonetii, Conyza chilensis, Costus barbatus, C. montanus, Croton mexicanus, C. xalapensis, Cunila leucantha, Dalbergia calycina, Desmodium caripense, Elateriopsis oerstedii, Epiphyllum cartagense, Forsteronia myriantha, Geranium guatemalense, Hebanthe grandiflora, Holcus lanatus, Hypoestes phyllostachya, Iresine nigra, Juncus bufonius, Justicia arborescens, Litsea glaucescens, Loeselia glandulosa, Macrohasseltia macroterantha, Macrocnemum roseum, Mandevilla veraguasensis, Martinella obovata, Meliosma idiopoda, Miconia lauriformis, Molinadendron guatemalense, Monotropa uniflora, Montanoa guatemalensis, Nectandra cufudontisii, Ocotea praetermissa, Passiflora adenopoda, Philodendron anisotomum, Phyllanthus anisolobus, Pisonia silvatica, Pitcairnia heterophylla, P. maïdifolia, Plantago australis, Pleuropetalum sprucei, Polygala paniculata, Polystichum hartwegii, Rhipidocladum pittieri, Rhipsalis micrantha, Sambucus canadensis, Sapranthus viridiflorus, Schaefferia frutescens, Selaginella pallescens, Senna guatemalensis, Sida urens, Sideroxylon portoricense, Solanum torvum, Stemmadenia litoralis, Styrax glabrescens, Tectaria mexicana, T. pilosa, Thalictrum lankesteri, Tillandsia complanata, T. juncea, Valeriana candolleana, V. urticifolia, Viburnum costaricanum* y *V. stellato-tomentosum.* Algunas especies parecen estar restringidas en Costa Rica únicamente a esta región, tales como *Abutilon striatum, Bouvardia longiflora, Cunila leucantha, Dalbergia calycina, Lepanthes guardiana, L. hamulifera, Litsea glaucescens, Molinadendron guatemalense, Schaefferia frutescens, Senna williamsii* y *Serjania phaseoloides.*

Para estas y otras especies, como *Hauya elegans* y *Pogonopus exsertus,* estos vienen a ser los hábitats preferidos y casi en peligro de extinción. Una parte del patrón florístico descrito antes se comparte con áreas hacia el sureste a través de las filas Chonta, Nara y Costeña. Sin embargo, debido a que estas filas tienen una elevación relativamente menor y una mayor cercanía con la costa, tienden a tener una mayor influencia florística de elementos sureños de elevaciones bajas, cambios que ocurren en forma gradual conforme se desciende en elevación y en latitud. Exploraciones botánicas de los últimos años en las filas Chonta y Nara han demostrado que ambas conforman una región donde se conjugan elementos norteños, suramericanos y endémicos del

found here at higher elevations than usual, e.g., *Allophylus racemosus, Aphelandra scabra, Astronium graveolens, Bauhinia ungulata, Boerhavia coccinea, Calycophyllum candidissimum, Capparis indica, Casearia corymbosa, Chomelia spinosa, Croton hirtus, Cyrtopodium paniculatum, Dalbergia retusa, Diospyros salicifolia, Disocactus himantocladus, Erythroxylum havanense, Eugenia hiraeifolia, Forsteronia spicata, Guettarda macrosperma, Gyrocarpus jatrophifolius, Hyperbaena tonduzii, Inga vera, Jacquemontia pentantha, Lonchocarpus salvadorensis, Mentzelia aspera, Paullinia curu, Pisonia aculeata, Platymiscium parviflorum, Plumeria rubra, Psittacanthus rhynchanthus, Semialarium mexicanum, Thouinidium decandrum,* and *Turnera ulmifolia. Agave wercklei,* endemic to this watershed, is known up to 2000 m, the highest elevation for any *Agave* in southern Central America. All of the above underscores this valley as very important in terms of biogeographic and ecological studies, as well as the urgent need to conserve and protect its flora.

General Valley and canyon of the Río Grande de Térraba. This region extends, more or less, along the basin of the Río General, which merges with the Río Coto Brus in its lower reaches to form the Río Grande de Térraba. Elevations range from ca. 300 to 1000 m. It is characterized primarily by the tropical moist forest life zone (Tosi, 1969), with a three- to four-month dry season (Herrera & Gómez P., 1993), and has a floristic composition unique in Costa Rica. Here we have found remnant populations of many species more typical of the Osa Peninsula, such as *Annona amazonica, Barnebydendron riedelii, Brosimum utile, Buchenavia tetraphylla, Calophyllum brasiliense, Caryocar costaricense, Chaunochiton kappleri, Clowesia warczewitzii, Copaifera camibar, Dalbergia frutescens, Gouania colombiana, Humiriastrum diguense, Matayba apetala, Ocotea patula, O. pullifolia, Oenocarpus mapora, Pterocarpus viola-*

Río Grande de Térraba (2000)

área, lo cual la hace una región de mucho interés fitogeográfico, que requiere más estudios intensivos de su flora. Se han observado algunos elementos montanos, también de mucho interés fitogeográfico, p. ej., *Alfaroa costaricensis, A. mexicana, Hedyosmum bonplandianum, Macrohasseltia macroterantha, Phyllonoma ruscifolia, Quercus* spp., *Ticodendron incognitum* y *Weinmannia laurina.* A raíz de exploraciones recientes, se sabe que esta es un área rica en endemismo y especies disyuntas de países lejanos (ver el capítulo de Novedades).

También vale la pena añadir que un estudio reciente en la región (INBio & MNCR, 2001) encontró que ciertos elementos florísticos de la Península de Osa (*Anthodiscus chocoensis, Inga golfodulcensis, Parkia pendula*) ocurren en elevaciones relativamente altas (800–1000 m), si se comparan con los conocidos previamente, y también amplió el rango de distribución de los mismos. Sin embargo, en general podemos afirmar que aquellos bosques por debajo de 500 m de elevación están compuestos principalmente por elementos florísticos del sureste de la costa pacífica.

La Fila Costeña está más aislada del efecto florístico de la Cordillera de Talamanca, debido a la presencia de los grandes valles de General y de Coto Brus (ver notas sobre estos valles, más adelante), que también influyen en su composición. En la localidad de Palmar Norte esta fila está partida en partes norte y sur, por el paso del Río Grande de Térraba. Las máximas elevaciones en la Fila Costeña norte (desde Fila Tinamastes a Fila Retinto) varían entre 600 y 1100 m, donde ocurre una combinación de elementos característicos del bosque muy húmedo premontano o pluvial premontano, como los siguientes: *Ageratum conyzoides, Alsophila erinacea, Banara guianensis, Bomarea obovata, Centropogon granulosus, Clethra costaricensis, Cordia spinescens, Guzmania patula, Hedyosmum bonplandianum, Ilex guianensis, Mikania banisteriae, Myrsine coriacea, Persea caerulea, Rhipidocladum racemiflorum, Stauranthus perforatus, Symbolanthus calygonus, Tibouchina longifolia, Turpinia occidentalis, Vernonia brachiata* y *Zapoteca tetragona,* así como elementos característicos de sabanas con climas más calientes que ascienden a estas elevaciones, p. ej., *Alibertia edulis, Indigofera lespedezioides, Mandevilla subsagittata, Melochia villosa, Miconia impetiolaris* y *Xylopia aromatica.*

La Fila Costeña sur está formada a su vez por las pequeñas filas—Coquito, Anguciana, Cruces y Zapote—con una elevación máxima de ca. 1000–1700 m. Aquí está menos aislada de la Cordillera de Talamanca por el Valle de Coto Brus, más estrecho y más alto que el Valle de General. Por lo tanto, la vegetación de estas filas es básicamente talamancana, de bosque muy húmedo premontano o bosque pluvial premontano, que alberga especies como *Alchornea glandulosa, Alsophila firma, Anthurium hoffmannii, Ardisia opegrapha, Billia hippocastanum, Brunellia comocladifolia, Casearia tacanensis, Cedrela tonduzii, Chamaedorea pinnatifrons, Cinchona pubescens, Cordia spinescens, Desmopsis maxonii, D. oerstedii, Elaeagia auriculata, Inga exalata, Liabum bourgeaui, Lippia myriocephala, Macrocarpaea valerioi, Ocotea tonduzii, Oreopanax xalapensis, Pseudolmedia oxyphyllaria, Quercus* spp., *Sapium pachystachys,*

ceus, Sloanea laurifolia, Socratea exorrhiza, Syngonium hastiferum, Tachigali versicolor, Vantanea barbourii, and *Virola surinamensis.* As pointed out by Hartshorn (1983), because of the massive deforestation of the southern Pacific part of Costa Rica in recent years, many of these species can now be seen commonly only in Corcovado National Park, and other protected areas in the near vicinity.

The destruction of these forests has gone on since well before Paul Allen's arrival (Allen, 1956). Some of them were eliminated to make room for the large and growing pineapple industry. Nevertheless, from what little remains we know that the combination of species here is very interesting phytogeographically, and unique in Costa Rica. Here are found some nearly extinct habitats, such as the small lagoon at the entrance to Buenos Aires with perhaps a greater diversity of aquatic plants than anywhere else in the country (Crow, 1993). Toward the southeast, where the Río General and Río Coto Brus join, the climate is hotter and drier due in part to the rain-shadow effect of the Fila Costeña; this, along with soil conditions, gives rise to some rather large tracts of woodland savanna. These sites are dominated by such species as *Acrocomia aculeata, Andropogon angustatus, A. leucostachyus, Attalea rostrata, Ayapana amygdalina, Byrsonima crassifolia, Calea urticifolia, Calycolpus warszewiczianus, Chamaecrista desvauxii, Clidemia sericea, Cochlospermum vitifolium, Curatella americana, Davilla kunthii, Declieuxia fruticosa, Hyptis brachiata, Melochia villosa, Miconia albicans, M. rubiginosa, Mimosa debilis, M. somnians, Palicourea triphylla, Paspalum pectinatum, Psidium guineense, Roupala montana, Schefflera morototoni, Tephrosia nitens,* and *Xylopia aromatica.* This ecosystem is what Gómez P. (1986) called the "moist savanna," which in Costa Rica lacks *Quercus oleoides* but has a high density of *Attalea rostrata,* and much in common with South American savannas.

In the driest sites of this valley, especially in the narrowest part of the Río Grande de Térraba gorge, numerous species are found that are otherwise only known (in Costa Rica) from similar soils and climates of the dry forest of northwestern Guanacaste. A recent study of the vegetation of the lower Río Grande de Térraba basin (INBio, 2000) found ca. 70 species with populations disjunct between these two sites, just as other species were found disjunct between Guanacaste and the Río Grande de Candelaria. The most conspicuous savanna element in these dry areas is *Curatella americana;* others typical of the northern dry forests are *Acacia centralis, A. polyphylla, Acanthocereus tetragonus, Agave angustifolia, Alvaradoa amorphoides, Andropogon angustatus, A. leucostachyus, A. virgatus, Aristida ternipes, Axonopus aureus, Ayapana amygdalina, Ayenia micrantha, Bernardia nicaraguensis, Bromelia karatas*[3]*, Bulbostylis juncoides, Capparis verrucosa, Chomelia spinosa, Clitoria glaberrima, Cnidoscolus tubulosus, Coccoloba guanacastensis, Colubrina triflora, Declieuxia fruticosa, Dicliptera*

[3] **Bromelia karatas** L. (*Sp. pl. 285.* 1753) is the correct name for the species called *B. plumieri* (E. Morren) L. B. Sm. (an illegitimate name) in Volume II of the *Manual*; see Grant & Zijlstra (1998: 102).

Schefflera robusta, Trophis mexicana, Verbesina oerstediana, Wercklea lutea y *Xylosma quichensis.* Aquí, algunos elementos de influencia de la costa pacífica se interrelacionan con este otro patrón, p. ej., *Chamaedorea costaricana, Condaminea corymbosa, Licania operculipetala, Margaritaria nobilis, Picramnia antidesma, Prestonia portobellensis, Psychotria deflexa, P. marginata* y *Zamia fairchildiana.*

Valle del Río Grande de Candelaria. Es necesario incluir unas breves notas sobre la particularidad florística de este valle, el cual consideramos muy interesante y especial, dada su condición microclimática de características típicas de la vegetación del bosque seco o sitios semiáridos. Esta condición se debe en mayor grado al fuerte efecto de sombra orográfica que provocan los cerros Turrubares y Caraigres (Dragón) y las serranías de Santiago de Puriscal y San Ignacio de Acosta, los cuales encierran ese hábitat a lo largo del Río Grande de Candelaria (hasta la confluencia con el Río Pirrís para formar el Río Parrita). Varias especies de este valle tienen poblaciones vicariantes con aquellas conocidas sólo del bosque seco de Guanacaste y por el Río Grande de Térraba, o son elementos conocidos del bosque seco. Además, posiblemente debido a una condición de ecotipo, algunas ocurren en elevaciones relativamente mayores que las conocidas previamente. Algunas de esas especies son *Allophylus racemosus, Aphelandra scabra, Astronium graveolens, Bauhinia ungulata, Boerhavia coccinea, Calycophyllum candidissimum, Capparis indica, Casearia corymbosa, Chomelia spinosa, Croton hirtus, Cyrtopodium paniculatum, Dalbergia retusa, Diospyros salicifolia, Disocactus himantocladus, Erythroxylum havanense, Eugenia hiraeifolia, Forsteronia spicata, Guettarda macrosperma, Gyrocarpus jatrophifolius, Hyperbaena tonduzii, Inga vera, Jacquemontia pentantha, Lonchocarpus salvadorensis, Mentzelia aspera, Paullinia cururu, Pisonia aculeata, Platymiscium parviflorum, Plumeria rubra, Psittacanthus rhynchanthus, Semialarium mexicanum, Thouinidium decandrum* y *Turnera ulmifolia. Agave wercklei,* endémica a esta cuenca, se conoce de hasta 2000 m de elevación, lo más alto de cualquier *Agave* en esta región de Centroamérica. Todo lo anterior hace de este valle un sitio de gran importancia desde el punto de vista fitogeográfico y ecológico, que requiere con carácter urgente más investigación y medidas para proteger y conservar su flora.

Valle del Río Grande de Candelaria (1997)

vahliana, Eleocharis minutissima, Erythroxylum havanense, Eugenia biflora, Euphorbia ocymoidea, Furcraea cabuya, Guadua amplexifolia, Guaiacum sanctum, Hyptis brachiata, Ipomoea ophioides, Leptocoryphium lanatum, Lippia oxyphyllaria, Luziola fragilis, Lysiloma divaricatum, Manihot aesculifolia, Mentzelia aspera, Miconia albicans, Morisonia americana, Operculina pteripes, Orthopappus angustifolius, Panicum haenkeanum, P. stenodes, Paspalum minus, P. multicaule, P. standleyi, Pereilema crinitum, Polygonum acuminatum, Rhynchospora brevirostris, R. eximia, R. filiformis, R. globosa, R. holoschoenoides, R. tenerrima, Ruellia inundata, R. nudiflora, Schizachyrium sanguineum, Sciadodendron excelsum, Selenicereus wercklei, Setaria liebmannii, S. vulpiseta, Sorghastrum incompletum, Stenocereus aragonii, Streptogyna americana, Tetramerium nervosum, Tonina fluviatilis, Tournefortia volubilis, Trachypogon plumosus, and *Trigonia rugosa.* Some species found here are widespread dry forest elements, reaching also into the Osa and Burica Peninsulas, e.g.: *Astronium graveolens, Brassavola nodosa, Cnestidium rufescens, Curatella americana, Inga vera, Licania arborea, Pseudobombax septenatum, Psychotria horizontalis, P. pubescens, Sterculia apetala, Trigonia rugosa, Triplaris melaenodendron,* and *Ximenia americana.*

On the other hand, close to 65 species are known in Costa Rica only from the lower basin of the Río Grande de Térraba, among them *Abutilon giganteum, Benjaminia reflexa, Billbergia macrolepis, Bonamia trichantha, Calycolpus warszewiczianus, Cassia moschata, Clitoria pinnata, Colubrina heteroneura, Croton skutchii, C. tonduzii, Eriochloa distachya, Gymnopogon fastigiatus, Inga bracteifera, Lindackeria laurina, Lonchocarpus* cf. *chiricanus, Ludwigia torulosa, Miconia chrysophylla, M. dolichorrhyncha, M. ibaguensis, M. matthaei, M. rubiginosa, Ocotea aurantiodora, Odonellia hirtiflora, Panicum caricoides, P. discrepans, Paratheria prostrata, Paspalum boscianum, P. lineare, P. stellatum, Pera oppositifolia, Piptocoma discolor, Porcelia magnifructa, Rhynchospora albescens, R. armerioides, R. pubera, Sagittaria rhombifolia, Scleria anceps, S. purdiei, Serjania grandis, S. grosii, S. paucidentata, Sporobolus piliferus, Thrasya hitchcockii, T. petrosa, T. trinitensis, Tynanthus croatianus, Utricularia myriocista,* and *Xylopia aromatica.*

It is also worth noting that the flora of this basin has certain affinities with that of the northern Caribbean zone, especially the Río Sapoá basin and the Llanura de Los Guatusos. Some of the species in common with that region are *Acrocomia aculeata, Attalea rostrata, Cochlospermum vitifolium, Copaifera aromatica, Enterolobium schomburgkii, Mayaca fluviatilis, Miconia chamissois, Palicourea triphylla, Schefflera morototoni, Tonina fluviatilis, Xylopia frutescens, Xyris jupicai, X. laxifolia,* and many grasses and sedges. Also, some of the species of this area are shared with the northeastern part of the Mosquitia of Honduras and Nicaragua, which in the latter country reaches roughly to the southern limit of naturally occurring *Pinus* (N. Zamora V., pers. obs.). Yet other elements of this basin appear to have come from the South American savanna formations known as "cerrado," introduced along the western flanks of the Talamanca and Chiriquí massifs (Gómez P., 1986).

Valle de General y cañón del Río Grande de Térraba. Esta región se extiende, a grandes rasgos, a lo largo de la cuenca del Río General, que aguas abajo, hacia la costa, se une con el Río Coto Brus para formar el Río Grande de Térraba. Su rango altitudinal varía entre ca. 300 y 1000 m. La región está constituida principalmente por la zona de vida bosque húmedo tropical (Tosi, 1969), con tres o cuatro meses de estacionalidad climática (Herrera & Gómez P., 1993), y tiene una composición florística única en Costa Rica. Muchas especies características del patrón florístico de la Península de Osa ascienden hasta este valle, tales como *Annona amazonica, Barnebydendron riedelii, Brosimum utile, Buchenavia tetraphylla, Calophyllum brasiliense, Caryocar costaricense, Chaunochiton kappleri, Clowesia warczewitzii, Copaifera camibar, Dalbergia frutescens, Gouania colombiana, Humiriastrum diguense, Matayba apetala, Ocotea patula, O. pullifolia, Oenocarpus mapora, Pterocarpus violaceus, Sloanea laurifolia, Socratea exorrhiza, Syngonium hastiferum, Tachigali versicolor, Vantanea barbourii* y *Virola surinamensis.* Sin embargo, como indicó Hartshorn (1983), debido a la deforestación masiva que está sufriendo la parte sur de Costa Rica, muchas de estas especies sólo se podrán ver en el Parque Nacional Corcovado, así como en otras áreas cercanas que recientemente fueron declaradas bajo protección.

La mayoría de sus bosques han estado sometidos a un proceso de destrucción durante muchos años, incluso desde antes de la llegada de Paul Allen a la región (Allen, 1956). Algunos fueron transformados y eliminados por la creciente actividad agrícola de la piña. No obstante, este valle todavía muestra una composición de especies de gran interés e importancia fitogeográfica única en Costa Rica. En él se encuentran algunos hábitats casi extintos, como una pequeña laguna a la entrada de la ciudad de Buenos Aires, que contiene una riqueza de especies acuáticas jamás vista en otras partes del país (Crow, 1993). Avanzando hacia el sureste y entrando a lo que se conoce como el cañón del Río Grande de Térraba (por Boruca), el clima tiende a ser más caliente y el efecto de sombra orográfica de la Fila Costeña crea una condición más seca, además de que las condiciones edáficas varían, dando origen a importantes muestras de sabanas arboladas en algunos lugares. Estos sitos están dominados por especies como *Acrocomia aculeata, Andropogon angustatus, A. leucostachyus, Attalea rostrata, Ayapana amygdalina, Byrsonima crassifolia, Calea urticifolia, Calycolpus warszewiczianus, Chamaecrista desvauxii, Clidemia sericea, Cochlospermum vitifolium, Curatella americana, Davilla kunthii, Declieuxia fruticosa, Hyptis brachiata, Melochia villosa, Miconia albicans, M. rubiginosa, Mimosa debilis, M. somnians, Palicourea triphylla, Paspalum pectinatum, Psidium guineense, Roupala montana, Schefflera morototoni, Tephrosia nitens* y *Xylopia aromatica.* Este ecosistema constituye lo que Gómez P. (1986) denominó la "sabana húmeda", que en Costa Rica carece de *Quercus oleoides* pero en cambio tiene una alta densidad de *Attalea rostrata* y guarda mucha similitud con ambientes sabaneros suramericanos.

Además, en este valle hay sitios con características semiáridas o xerofíticas, especialmente en la parte más estrecha del cañón del Río Grande de Térraba, donde ocurren

Probably the same orographic effects of the adjacent mountains contribute, at least in part, to the development of several relatively high-elevation (ca. 1200–1500 m) savannas found just above this valley in the Cordillera de Talamanca, e.g., the Ujarrás-Salitre (Sabana Oka) savannas. This association extends on toward Cabagra, with perhaps the phytogeographically most interesting species being *Puya floccosa* (Bromeliaceae). This species is restricted to a very small area, quite isolated from the nearest South American population even though, both horizontally (2500 km) and vertically (ca. 3000 m), it is the most wide-ranging species in its genus (Smith & Downs, 1974). Other savanna elements of these relatively high elevations are *Bulbostylis paradoxa, Celtis iguanaea, Centaurium brachycalyx, Clitoria guianensis, Crotalaria sagittalis, Declieuxia fruticosa, Drosera capillaris, Eriosema crinitum, E. diffusum, Hirtella americana, Hyptis brachiata, Indigofera lespedezioides, Leptocoryphium lanatum, Polygala timoutoides, Rhynchospora barbata, Sporobolus cubensis, Trixis inula,* and *Turnera ulmifolia.*

Coto Brus Valley. This valley is made up primarily of the basin of the Río Coto Brus (and a few tributaries such as the Singri and Platanillal rivers) and the Río Cotón. To the north, it is delimited by the Cordillera de Talamanca and to the south by the southern Fila Costeña, and its overall elevational range is approximately 400–1200 m. Floristically (and physiographically; Gómez P., 1986), this valley is a single vegetational unit, but at the same time a continuation of the General Valley. At its lower levels (ca. 400–1000 m), it is characterized by species of dry and hot climates, and the landscape is dominated by *Attalea rostrata.* Other species characteristic of this area are *Acacia centralis, A. collinsii, Anacardium excelsum, Astronium graveolens, Calycophyllum candidissimum, Cecropia peltata, Convolvulus nodiflorus, Cordia panamensis, Desmodium nicaraguense, Dicraspidia donnell-smithii, Dracaena americana, Ficus obtusifolia, Hura crepitans, Ipomoea dumosa, Lonchocarpus minimiflorus, Lysiloma divaricatum, Machaerium kegelii, Maclura tinctoria, Macrocnemum roseum, Pitcairnia megasepala, Pseudobombax septenatum, Schizolobium parahyba, Sideroxylon capiri,* and *Vitis tiliifolia.* At the valley's upper elevational extreme (1000–1200 m), one finds many of the same species that stretch across the central Pacific region at these middle elevations (see, e.g., the discussion of the Cerros de Escazú and adjacent ranges). Nevertheless, toward the border with Panama a few species, such as *Dacryodes* sp. nov., *Inga* sp. nov., and *Wimmeria sternii,* are unique to this area, or especially frequent here. Some of these, such as *Dacryodes* sp. nov., appear to have a very strictly defined upper elevational limit of ca. 1200 m.

Coto Colorado Valley. This valley has been almost completely transformed as a result of the banana and palm-oil industries, making any description of its original vegetation more difficult. In general, its topography is low; toward Panama, a few patches of remnant forest are dominated by *Anacardium excelsum, Carapa guianensis*, and *Castilla tunu,* but also harbor species such as *Bombacopsis sessilis, Ceiba pentandra,*

especies que sólo se conocen en climas y suelos similares en el bosque seco, principalmente de la parte noroeste de Guanacaste. Un estudio reciente (INBio, 2000) sobre la vegetación de la cuenca baja del Río Grande de Térraba logró documentar que ca. 70 especies tienen poblaciones disyuntas con el bosque seco de la parte noroeste de Guanacaste y que lo mismo ocurre con otras especies en el recién descrito valle del Río Grande de Candelaria. En el cañón del Río Grande de Térraba (por Boruca), el elemento de sabana más notorio es *Curatella americana;* otros elementos más típicos de los bosques secos del noroeste son *Acacia centralis, A. polyphylla, Acanthocereus tetragonus, Agave angustifolia, Alvaradoa amorphoides, Andropogon angustatus, A. leucostachyus, A. virgatus, Aristida ternipes, Axonopus aureus, Ayapana amygdalina, Ayenia micrantha, Bernardia nicaraguensis, Bromelia karatas*[3], *Bulbostylis juncoides, Capparis verrucosa, Chomelia spinosa, Clitoria glaberrima, Cnidoscolus tubulosus, Coccoloba guanacastensis, Colubrina triflora, Declieuxia fruticosa, Dicliptera vahliana, Eleocharis minutissima, Erythroxylum havanense, Eugenia biflora, Euphorbia ocymoidea, Furcraea cabuya, Guadua amplexifolia, Guaiacum sanctum, Hyptis brachiata, Ipomoea ophioides, Leptocoryphium lanatum, Lippia oxyphyllaria, Luziola fragilis, Lysiloma divaricatum, Manihot aesculifolia, Mentzelia aspera, Miconia albicans, Morisonia americana, Operculina pteripes, Orthopappus angustifolius, Panicum haenkeanum, P. stenodes, Paspalum minus, P. multicaule, P. standleyi, Pereilema crinitum, Polygonum acuminatum, Rhynchospora brevirostris, R. eximia, R. filiformis, R. globosa, R. holoschoenoides, R. tenerrima, Ruellia inundata, R. nudiflora, Schizachyrium sanguineum, Sciadodendron excelsum, Selenicereus wercklei, Setaria liebmannii, S. vulpiseta, Sorghastrum incompletum, Stenocereus aragonii, Streptogyna americana, Tetramerium nervosum, Tonina fluviatilis, Tournefortia volubilis, Trachypogon plumosus* y *Trigonia rugosa.* Algunos elementos de bosque seco son de amplia distribución y alcanzan las penínsulas de Osa y Burica por la costa, p. ej., *Astronium graveolens, Brassavola nodosa, Cnestidium rufescens, Curatella americana, Inga vera, Licania arborea, Pseudobombax septena-*

Alvaradoa amorphoides

[3] **Bromelia karatas** L. (*Sp. pl. 285.* 1753) es el nombre correcto para la especie llamada *B. plumieri* (E. Morren) L. B. Sm. (un nombre ilegítimo) en el *Manual* Vol. II; ver Grant & Zijlstra (1998: 102).

Ficus insipida, Luehea seemannii, and *Rollinia pittieri.* Toward the coast lies the Coto Colorado wetland or mangrove, with species typical for such habitats (see, e.g., the Valle del Diquís, below), but including the only population of the palm *Manicaria saccifera* on the entire Pacific coast of Mesoamerica.

Southeastern coastal strip. This floristic region begins just south of the Río Grande de Tárcoles, extends to the Osa Peninsula, and continues to the Burica Peninsula, on the border with Panama. The majority of this large area is classified as tropical wet forest in the life-zone system (Holdridge, 1967; Tosi, 1969) and, as pointed out by Herrera & Gómez P. (1993), the seasonality is fairly uniform throughout. On various occasions, Wercklé (1909) mentioned that the coastal strip of the Pacific slope becomes more humid and displays a different floristic composition to the south of Turrubares. Nevertheless, various species found there could be considered extensions (though not continuous) from the dry forests of the north down to the basin of the Río Grande de Candelaria; some of these are *Allophylus racemosus, Calycophyllum candidissimum, Erythroxylum havanense, Exostema mexicanum, Hyperbaena tonduzii, Platymiscium parviflorum, Semialarium mexicanum,* and *Sideroxylon capiri.* Similarly, in the wooded savanna on the slopes of Cerro Rayos (near San Pedro de Turrubares) an important, isolated population of *Curatella americana* is found, in association with other savanna species such as *Acrocomia aculeata, Anemia oblongifolia, Bulbostylis junciformis, Calea urticifolia, Chamaecrista flexuosa, C. kunthiana, Clidemia sericea, Cochlospermum vitifolium, Declieuxia fruticosa, Eriosema crinitum, E. diffusum, Polygala longicaulis, P. timoutoides, Rhynchospora barbata, Sauvagesia erecta, Stylosanthes humilis, S. viscosa, Tephrosia nitens,* and *Tibouchina bipenicillata.* The tropical dry forest life zone has been supposed to reach its southern limit at this locality (Holdridge, 1967; Tosi, 1969), but see the preceding discussions about the canyon of the Río Grande de Térraba.

Cerro Rayos (2002)

At higher elevations (1000–1756 m) on Cerro Turrubares, one encounters numerous elements typical of the premontane rain forest life zone, such as *Baccharis pedunculata, Ceiba rosea, Chamaedorea dammeriana, C. pinnatifrons, Cinchona pubescens, Citronella costaricensis, Conostegia oerstediana, Costus montanus, Cuphea appendiculata, Dendrophthora haberi, Diplazium myriomerum, Euonymus costaricensis,*

tum, Psychotria horizontalis, P. pubescens, Sterculia apetala, Trigonia rugosa, Triplaris melaenodendron y *Ximenia americana.*

Por otro lado, cerca de 65 especies están restringidas en Costa Rica a la cuenca baja del Río Grande de Térraba, entre ellas *Abutilon giganteum, Benjaminia reflexa, Billbergia macrolepis, Bonamia trichantha, Calycolpus warszewiczianus, Cassia moschata, Clitoria pinnata, Colubrina heteroneura, Croton skutchii, C. tonduzii, Eriochloa distachya, Gymnopogon fastigiatus, Inga bracteifera, Lindackeria laurina, Lonchocarpus* cf. *chiricanus, Ludwigia torulosa, Miconia chrysophylla, M. dolichorrhyncha, M. ibaguensis, M. matthaei, M. rubiginosa, Ocotea aurantiodora, Odonellia hirtiflora, Panicum caricoides, P. discrepans, Paratheria prostrata, Paspalum boscianum, P. lineare, P. stellatum, Pera oppositifolia, Piptocoma discolor, Porcelia magnifructa, Rhynchospora albescens, R. armerioides, R. pubera, Sagittaria rhombifolia, Scleria anceps, S. purdiei, Serjania grandis, S. grosii, S. paucidentata, Sporobolus piliferus, Thrasya hitchcockii, T. petrosa, T. trinitensis, Tynanthus croatianus, Utricularia myriocista* y *Xylopia aromatica.*

También vale la pena indicar brevemente que la vegetación de esta cuenca tiene ciertas afinidades florísticas con la región septentrional caribeña, especialmente con la cuenca del Río Sapoá y la Llanura de Los Guatusos. Algunas de las especies compartidas con dicha región son: *Acrocomia aculeata, Attalea rostrata, Cochlospermum vitifolium, Copaifera aromatica, Enterolobium schomburgkii, Mayaca fluviatilis, Miconia chamissois, Palicourea triphylla, Schefflera morototoni, Tonina fluviatilis, Xylopia frutescens, Xyris jupicai, X. laxifolia* y numerosos zacates y ciperáceas. Además, una parte del componente florístico de esta cuenca tiene similitud con el que existe en la parte noreste de la Mosquitia de Honduras y Nicaragua, que en este último país se extiende aproximadamente hasta los límites sureños naturales de *Pinus* (N. Zamora V., observ. pers.). Por otro lado, Gómez P. (1986) señaló que esta cuenca también está enriquecida por elementos suramericanos de las vegetaciones sabaneras del llamado "cerrado", que se han introducido por los flancos occidentales de los macizos de Talamanca y Chiriquí.

Merece comentar en forma breve que el efecto de sombra orográfica que causa la Fila Costeña arriba de este valle crea condiciones de sabana hasta elevaciones relativamente altas (ca. 1200–1500 m) en la Cordillera de Talamanca, como las sabanas Ujarrás-Salitre (Sabana Oka). Estas condiciones se extienden hacia Cabagra, donde quizás el elemento de mayor interés biogeográfico es *Puya floccosa* (Bromeliaceae). Esta especie está restringida a un área pequeña y que se encuentra aislada de la población suramericana, aún cuando *P. floccosa* es la especie con el rango de distribución más amplio del género, tanto en territorio (2500 km) como en elevación (ca. 3000 m) (Smith & Downs, 1974). Otros elementos sabaneros presentes son *Bulbostylis paradoxa, Celtis iguanaea, Centaurium brachycalyx, Clitoria guianensis, Crotalaria sagittalis, Declieuxia fruticosa, Drosera capillaris, Eriosema crinitum, E. diffusum, Hirtella americana, Hyptis brachiata, Indigofera lespedezioides, Leptocoryphium lanatum, Polygala timoutoides, Rhynchospora barbata, Sporobolus cubensis, Trixis inula* y *Turnera ulmifolia.*

Gordonia fruticosa, Guettarda crispiflora, Hydrangea peruviana, Inga sierrae, Ladenbergia brenesii, Phyllanthus anisolobus, Pisonia silvatica, Plinia salticola, Poikilacanthus macranthus, Prunus annularis, Quercus spp., *Rondeletia calycosa, Saurauia yasicae, Sorocea trophoides, Spathiphyllum montanum, Styrax glabrescens, Tagetes filifolia, Viburnum costaricanum,* and *Zygia brenesii.* Cerro Turrubares is a uniquely isolated mountain, the northwesternmost outlier of the Talamanca range, whose 1756 m peak rises less than 20 km from the Pacific coast, a circumstance reflected in its interesting flora. Continued exploration of this area is bound to uncover many new records for the country, as has already been shown; a few of the Costa Rican endemics found here are *Hyperbaena eladioana, Psychotria turrubarensis,* and *Tetranema floribundum.*

The central part of the Pacific coastal strip, especially that below 500–600 m elevation, is made up of a combination of elements from tropical dry and moist forest in common with the Nicoya Peninsula and the Central Valley, and from tropical wet forest in common with the Osa Peninsula. Many species shared with the Osa Peninsula or South America have their northern limit in Carara National Park, e.g.: *Allosanthus trifoliolatus, Amyris magnifolia, Aspidosperma myristicifolium, Batocarpus costaricensis, Bombacopsis sessilis, Brosimum utile, Capparis cynophallophora, Caryocar costaricense, Chrysophyllum lucentifolium, Couratari guianensis, Cryosophila guagara, Curarea cuatrecasasii, Desmopsis heteropetala, Guatteria chiriquiensis, Heteropterys minutiflora, Inga acrocephala, Licania operculipetala, Mabea excelsa, Mayna odorata, Meliosma allenii, Peltogyne purpurea, Pouteria foveolata, P. juruana, P. triloculares, Pterygota excelsa, Seguieria aculeata, Sloanea zuliaensis, Sorocea cufodontisii, Stigmatopteris killipiana, Tachigali versicolor, Thinouia myriantha, Tocoyena pittieri, Trichilia tuberculata, Unonopsis theobromifolia, Uribea tamarindoides,* and *Vochysia megalophylla.* For more information about the vegetation of Carara National Park, see Jiménez M. & Grayum (2002). Another very important protected area in this region is La Cangreja National Park, which is more humid than Carara (Acosta, 1998). Its flora has even more in common with that of the Osa Peninsula; a few of the shared species are *Aspidosperma myristicifolium, Batocarpus costaricensis, Bombacopsis sessilis, Brosimum utile, Buchenavia tetraphylla, Bursera standleyana, Calathea vinosa, Calophyllum longifolium, Caryocar costaricense, Caryodaphnopsis burgeri, Duguetia confusa, Gustavia brachycarpa, Homalomena erythropus, Klarobelia stipitata, Lecythis mesophylla, Oenocarpus mapora, Peltogyne purpurea, Pterygota excelsa, Stephanopodium costaricense, Tachigali versicolor, Tocoyena pittieri, Vochysia megalophylla,* and *Williamodendron glaucophyllum.* It is interesting to note that, in a plot study done in La Cangreja (Acosta, 1998), the three species with the highest abundance index (trees/ha) were *Brosimum utile, Calatola costaricensis,* and *Vochysia megalophylla,* the last two of which are considered rare in other areas.

Toward the southeast, this type of tropical wet forest continues, but in an increasingly narrow band, due to the coastal range impinging closer to the sea. Remnants of this type of forest are scattered along this narrow strip, as, e.g., in the valley of the Río

Valle de Coto Brus. Este valle está conformado principalmente por la cuenca del Río Coto Brus (y algunos tributarios como los ríos Singri y Platanillal) y el Río Cotón. Al norte está delimitado por la Cordillera de Talamanca y al sur por la Fila Costeña sur, con un rango de elevación de 400–1200 m aproximadamente. En términos de composición florística, este valle es una sola unidad vegetacional, pero también una continuación del Valle de General, incluso en su fisiografía (ver Gómez P., 1986). En su parte baja (ca. 400–1000 m), se caracteriza por una composición de elementos de clima seco y caliente, donde una alta abundancia de *Attalea rostrata* domina el paisaje. Otros elementos característicos de esta zona son *Acacia centralis, A. collinsii, Anacardium excelsum, Astronium graveolens, Calycophyllum candidissimum, Cecropia peltata, Convolvulus nodiflorus, Cordia panamensis, Desmodium nicaraguense, Dicraspidia donnell-smithii, Dracaena americana, Ficus obtusifolia, Hura crepitans, Ipomoea dumosa, Lonchocarpus minimiflorus, Lysiloma divaricatum, Machaerium kegelii, Maclura tinctoria, Macrocnemum roseum, Pitcairnia megasepala, Pseudobombax septenatum, Schizolobium parahyba, Sideroxylon capiri* y *Vitis tiliifolia.* Por encima de las elevaciones medias (1000–1200 m), impera un patrón florístico que en general se desplaza desde la parte media del Pacífico central hacia el sur (ver, p. ej., donde se habla sobre los Cerros de Escazú y serranías adyacentes). Sin embargo, hacia el sur, buscando la frontera con Panamá, se encuentran algunos elementos propios y/o más frecuentes en este valle, como *Dacryodes* sp. nov., *Inga* sp. nov. y *Wimmeria sternii.* Para algunos elementos, como *Dacryodes* sp. nov., se ha observado que el límite altitudinal es muy claro y marcado, no más arriba de 1200 m.

Valle de Coto Colorado. Este valle ha sido fuertemente transformado por la actividad bananera y el cultivo de palma de aceite, por lo que poco podemos describir y resaltar de su vegetación. En general, cuenta con una topografía bastante plana, donde, hacia la frontera con Panamá, quedan algunos remanentes de bosque dominados por *Anacardium excelsum, Carapa guianensis* y *Castilla tunu,* aunque también figuran otras especies, como *Bombacopsis sessilis, Ceiba pentandra, Ficus insipida, Luehea seemannii* y *Rollinia pittieri.* Hacia la costa, se encuentra el humedal o manglar de Coto Colorado, con especies típicas de este hábitat (ver p. ej. el Valle de Diquís, más adelante), con la única población de la palma *Manicaria saccifera* en toda la costa pacífica de Mesoamérica.

Faja costera sureste. Esta región florística se inicia más o menos al sur del Río Grande de Tárcoles y llega hasta la Península de Burica, incluyendo la Península de Osa. La mayor parte de esta gran área pertenece a la zona de vida bosque muy húmedo tropical (Holdridge, 1967; Tosi, 1969), y como bien señalaron Herrera & Gómez P. (1993), la estacionalidad climática a lo largo de su extensión no varía mucho. En varias ocasiones, Wercklé (1909) mencionó que la faja costera pacífica se hacía más húmeda al sur de Turrubares y tenía una composición florística diferente. Sin embargo, varios

Fila Retinto (2002)

Parrita, Manuel Antonio National Park near Quepos, between Dominical and Uvita, and on Fila Retinto at Palmar Norte. Our studies of this once more or less continuous area of high diversity demonstrate that even the sites that have been most altered (e.g., by logging, cattle farming, and the palm-oil industry) deserve protection and further study. Manuel Antonio National Park is a veritable island (of 683 ha), but with a relatively rich orchid flora of 39 species (50% of which are considered rare) and 25 genera (Pupulin, 1998a, 1998b), despite its three- to four-month dry season (Herrera & Gómez P., 1993). Manuel Antonio harbors a number of Costa Rican endemics (e.g., *Buchenavia costaricensis, Licania operculipetala, Lophanthera hammelii,* and *Pseudima costaricense*), as well as species known in Costa Rica only from there (such as *Krugiodendron acuminatum* and *Mappia racemosa).* Its forests are often dominated by such trees as *Copaifera aromatica, Cupania rufescens, Licania operculipetala, Pseudolmedia spuria, Simaba cedron,* and *Talisia nervosa* (Vargas, 1992). Even so, populations of *Simaba cedron* in protected areas are very small.

Between Uvita and the foothills of the Fila Costeña, numerous endemic species, such as *Caryocar costaricense, Inga bella, Licania operculipetala,* and *Sterculia* sp. nov., are relatively abundant. At the other end of this range, on the slopes of Fila Retinto, we find other important endemic* or rare species, such as *Barnebydendron riedelii, Brachistus nelsonii, Caladium bicolor, Combretum graciliflorum, Crossopetalum gomezii, Cryosophila grayumii**, *Endlicheria formosa, Guarea grandifolia, G. pyriformis**, *Hyospathe elegans, Licaria pergamentacea**, *Maytenus grisea, Pentaplaris doroteae**, *Peperomia saintpauliella**, *Pseudima costaricense**, and *Ziziphus chloroxylon.*

The area known on some maps as the Valle del Diquís is composed mainly of the Térraba-Sierpe wetland or mangrove, occupying the delta of the Río Grande de Térraba and the Sierpe Lagoon, and dominated by such species as *Acrostichum aureum, Amphitecna latifolia, Annona glabra, Attalea rostrata, Avicennia germinans, Bactris major, Calathea crotalifera, C. lutea, Conocarpus erectus, Dalbergia brownei, Elaeis oleifera, Heliconia latispatha, Ixora nicaraguensis, Laguncularia racemosa, Luehea seemannii, Montrichardia arborescens, Mora oleifera, Muellera frutescens, Pelliciera rhizophorae, Phryganocydia phellosperma, Pterocarpus officinalis, Raphia taedigera, Rhabdadenia biflora, Rhizophora mangle, R. racemosa, Symphonia globulifera, Tabebuia palustris,* and *Taliparitiparitiliaceum.* Many of these are typical of mangrove systems. The landscape of this valley was modified greatly by the banana industry during

elementos del bosque seco podrían considerarse extensiones (aunque obviamente no continuas) de la faja costera noroeste (ver antes) hasta la cuenca baja del Río Grande de Candelaria; algunos ejemplos de ello son *Allophylus racemosus, Calycophyllum candidissimum, Erythroxylum havanense, Exostema mexicanum, Hyperbaena tonduzii, Platymiscium parviflorum, Semialarium mexicanum* y *Sideroxylon capiri.* Igualmente, en la sabana arbolada de las faldas del Cerro Rayos (cerca de San Pedro de Turrubares) se encuentra una población importante y aislada de *Curatella americana,* asociada con otras especies como *Acrocomia aculeata, Anemia oblongifolia, Bulbostylis juncifórmis, Calea urticifolia, Chamaecrista flexuosa, C. kunthiana, Clidemia sericea, Cochlospermum vitifolium, Declieuxia fruticosa, Eriosema crinitum, E. diffusum, Polygala longicaulis, P. timoutoides, Rhynchospora barbata, Sauvagesia erecta, Stylosanthes humilis, S. viscosa, Tephrosia nitens* y *Tibouchina bipenicillata,* que son características de ambientes sabaneros. Se ha dicho que el bosque seco tropical alcanza su límite sur cerca de esta localidad (Holdridge, 1967; Tosi, 1969), pero ver las observaciones previas sobre el cañón del Río Grande de Térraba.

Hacia las partes más altas (1000–1756 m) del Cerro Turrubares, ocurre una serie de elementos montanos pertenecientes principalmente a la zona de vida bosque pluvial premontano, tales como *Baccharis pedunculata, Ceiba rosea, Chamaedorea dammeriana, C. pinnatifrons, Cinchona pubescens, Citronella costaricensis, Conostegia oerstediana, Costus montanus, Cuphea appendiculata, Dendrophthora haberi, Diplazium myriomerum, Euonymus costaricensis, Gordonia fruticosa, Guettarda crispiflora, Hydrangea peruviana, Inga sierrae, Ladenbergia brenesii, Phyllanthus anisolobus, Pisonia silvatica, Plinia salticola, Poikilacanthus macranthus, Prunus annularis, Quercus* spp., *Rondeletia calycosa, Saurauia yasicae, Sorocea trophoides, Spathiphyllum montanum, Styrax glabrescens, Tagetes filifolia, Viburnum costaricanum* y *Zygia brenesii.* Lo anterior es sólo una muestra de que el Cerro Turrubares tiene una composición

Cerro Turrubares desde San Mateo (1996)

the period 1940–1960, making a characterization of the original forest difficult. Populations of numerous important taxa, some of them endemic, suffered a major fragmentation of their natural distribution ranges. Notable examples include the palms *Cryosophila guagara,* whose only protected populations are found in Carara, Corcovado, and Piedras Blancas National Parks, and *Bactris militaris* subsp. *militaris,* endemic to this valley, with only a very small, unprotected, and very endangered population remaining. Information from Allen (1956) indicates that both used to be quite common in the region.

Systematic and relatively intensive explorations of the flora of the Osa Peninsula are fairly recent, although it was botanized as early as 1890 (see the History chapter for more details). It was Paul Allen (1956) who began the detailed documentation of the rich flora of the Golfo Dulce region, with his accounting of 433 species of trees representing 267 genera and 72 families, mainly from the Esquinas region (today Piedras Blancas National Park) and near Palmar Norte. During and since the years 1985–1989, continued exploration has better documented the rich flora of this important area. Currently, according to the INBio database (ATTA, Nov. 2003), at least 2571 species of seed plants and 289 species of ferns and fern allies are known from the region (Osa Conservation Area). Some characteristic elements of this region (especially those of the tropical wet forest life zone) of South American origin, many discovered during recent efforts, are: *Anthodiscus chocoensis, Aspidosperma myristicifolium, Beilschmiedia curviramea, Byttneria pescapraeifolia, Buchenavia tetraphylla, Calophyllum longifolium, Caryocar costaricense, Chaunochiton kappleri, Chromolucuma rubriflora, Combretum assimile, Couepia platycalyx, Couratari guianensis, C. scottmorii, Cremastosperma* sp., *Dalbergia frutescens, Dendrobangia boliviana, Discophora guianensis, Doliocarpus hispidus, Elaeoluma glabrescens, Elvasia elvasioides, Eschweilera integrifolia, Gouania colombiana, Gustavia brachycarpa, Hirtella tubiflora, Homalomena erythropus, Humiriastrum diguense, Inga cylindrica, Micropholis venulosa, Naucleopsis ulei, Oenocarpus mapora, Pradosia atroviolacea, Parabignonia steyermarkii, Paramachaerium gruberi, Parkia pendula, Paullinia tenuifolia, Persea pseudofasciculata, Pitcairnia quesnelioides, Pterygota excelsa, Qualea paraensis, Sagotia brachysepala, Sloanea brachytepala, Sphyrospermum ellipticum, Styrax glabratus, Uribea tamarindoides,* and *Vochysia megalophylla.* Some other species are disjunct from the north (Mexico–Nicaragua), e.g., *Chamaedorea geonomiformis, Connarus lentiginosus, Gymnanthes riparia, Oecopetalum greenmanii, Philodendron popenoei, Recchia simplicifolia, Reinhardtia latisecta, Sloanea longipes, S. petenensis,* and *Zygia cognata;* some are shared immediately to the south with Panama, e.g., *Alchornea grandis, Fusispermum laxiflorum, Oxandra longipetala, Philodendron burgeri, Pleurothyrium hexaglandulosum,* and *Tragia correae;* and a few taxa are shared with the Antilles, e.g., *Chrysophyllum oliviforme, Freziera grisebachii, Pleodendron*, and *Ziziphus chloroxylon.*

All of this is evidence that the Osa Peninsula is one of the richest areas in plant diversity all along the Pacific coast, and even in the country. Plot studies have registered

florística de características especiales, por su elevación relativamente alta (1756 m), su aislamiento geográfico y su relativa cercanía (menos de 20 km) con la costa del Pacífico. Es seguro que más exploraciones sistemáticas cosecharán mayores novedades para nuestra flora, como ha quedado demostrado con las pocas realizadas. Esta zona también alberga cierta cantidad de especies endémicas del país, como *Hyperbaena eladioana, Psychotria turrubarensis* y *Tetranema floribundum.*

En general, en esta parte central de la costa pacífica, principalmente bajo la curva de 500–600 m de elevación, se da una combinación de varios elementos de bosque seco y bosque húmedo tropical de la Península de Nicoya y el Valle Central y bosque muy húmedo tropical de la Península de Osa. Muchos elementos compartidos con la Península de Osa o con Suramérica alcanzan su límite norte en el Parque Nacional Carara, p. ej., *Allosanthus trifoliolatus, Amyris magnifolia, Aspidosperma myristicifolium, Batocarpus costaricensis, Bombacopsis sessilis, Brosimum utile, Capparis cynophallophora, Caryocar costaricense, Chrysophyllum lucentifolium, Couratari guianensis, Cryosophila guagara, Curarea cuatrecasasii, Desmopsis heteropetala, Guatteria chiriquiensis, Heteropterys minutiflora, Inga acrocephala, Licania operculipetala, Mabea excelsa, Mayna odorata, Meliosma allenii, Peltogyne purpurea, Pouteria foveolata, P. juruana, P. trilocularis, Pterygota excelsa, Seguieria aculeata, Sloanea zuliaensis, Sorocea cufodontisii, Stigmatopteris killipiana, Tachigali versicolor, Thinouia myriantha, Tocoyena pittieri, Trichilia tuberculata, Unonopsis theobromifolia, Uribea tamarindoides* y *Vochysia megalophylla.* Para más información de la vegetación del Parque Nacional Carara, ver Jiménez M. & Grayum (2002). Además de Carara, otro sitio sumamente interesante que protege y mantiene este valioso patrón florístico sureño, en la parte central de la costa pacífica, es el Parque Nacional La Cangreja, el cual tiene un clima más húmedo que Carara (Acosta, 1998). Por lo tanto, el componente florístico es todavía más afín con la región de Osa; algunos ejemplos de especies compartidas son *Aspidosperma myristicifolium, Batocarpus costaricensis, Bombacopsis sessilis, Brosimum utile, Buchenavia tetraphylla, Bursera standleyana, Calathea vinosa, Calophyllum longifolium, Caryocar costaricense, Caryodaphnopsis burgeri, Duguetia confusa, Gustavia brachycarpa, Homalomena erythropus, Klarobelia stipitata, Lecythis mesophylla, Oenocarpus mapora, Peltogyne purpurea, Pterygota excelsa, Stephanopodium costaricense, Tachigali versicolor, Tocoyena pittieri, Vochysia megalophylla* y *Williamodendron glaucophyllum.* Es interesante que, según un estudio de parcelas en La Cangreja, se encontró que las tres especies con mayor índice de abundancia (árboles/ha) son *Brosimum utile, Calatola costaricensis* y *Vochysia megalophylla* (Acosta, 1998), las dos últimas consideradas raras en otras partes.

Hacia el sureste, este tipo de bosque muy húmedo tropical y de patrón florístico se va estrechando cada vez más hasta el Valle de Diquís, debido a la presencia de la Fila Costeña, que está más cerca y paralela a la costa. Varias localidades a lo largo de esta faja costera conservan este importante tipo de vegetación, como el valle del Río Parrita,

112–181 spp./ha (Huber, 1996; Weissenhofer, 1996) and 186–217 spp./ha (Castillo, 1996, in Acosta, 1998) for individuals above 10 cm DBH, and 149–201 spp./ha (N. Zamora V. & R. Aguilar, unpubl. data) for individuals above 5 cm DBH. Furthermore, there are considerable differences of diversity within the area, depending on topography (ridge-top, valley, slope, or coast). At least in terms of trees, these forests appear equally or more diverse than those of the non-seasonal Caribbean lowlands. But the Caribbean lowlands are manifestly richer in epiphytes and ferns; moreover, in the Sarapiquí area, tree diversities as high as 203 spp./ha (individuals > 10 cm DBH) have been measured in one plot at 300 m elevation, and tree-diversity values from the Caribbean lowlands at 100–500 m elevation (Lieberman et al., 1996) are comparable to those from the Osa Peninsula. Thus, our impression that the Osa Peninsula has especially high diversity needs more careful evaluation.

Vegetation types within the interior of the Osa Peninsula have already been briefly discussed by others (Quesada Q. et al., 1997; Weissenhofer et al., 2001; Kappelle et al., 2003), so we will only briefly refer to them. The area along the neck of the peninsula, between Los Mogos and Rincón, appears to be particularly rich in members of the legume family, such as *Balizia elegans, Bauhinia* sp. nov., *Copaifera camibar, Dalbergia frutescens, Inga venusta, Macrolobium costaricense, Mimosa myriadenia, Newtonia suaveolens, Parkia pendula, Peltogyne purpurea, Senna spinescens, Uribea tamarindoides,* and *Zygia cognata.* Many of these species are also known from the neighboring and floristically similar areas of Piedras Blancas National Park and the Golfito National Wildlife Refuge. For some (*Copaifera camibar, Zygia cognata*), as many as 20 individuals/ha have been recorded (N. Zamora V. & R. Aguilar, unpubl. data). *Copaifera camibar,* which when published was considered endemic to the peninsula, has recently been discovered in the Venezuelan state of Amazonas, between Puerto Ayacucho and Gavilán (80–100 m elevation), where it is also often quite common (Berry et al., 1997). This is just one of many examples demonstrating the special floristic affinities between the Osa Peninsula and northern South America.

The three highest points on this peninsula, which range from only 617 to 745 m, contain elements (sometimes relatively abundant) characteristic of montane or cloud forests, usually of much higher elevations, e.g.: *Alfaroa guanacastensis, Anthurium hoffmannii, Bactris herrerana, Bathysa veraguensis, Ceiba rosea, Daphnopsis americana, Diospyros hartmanniana, D. panamensis, Freziera candicans, Gordonia fruticosa, Hedyosmum brenesii, Hillia loranthoides, Ladenbergia sericophylla, Oreomunnea pterocarpa, Quercus* spp., *Satyria warszewiczii, Saurauia montana, Symplococarpon purpusii,* and *Ticodendron incognitum.* Some of these, such as *Anthurium hoffmannii, Diospyros hartmanniana, D. panamensis, Hedyosmum brenesii,* and *Oreomunnea pterocarpa,* have been found at even lower elevations (0–300 m).

The coastal vegetation of the Osa Peninsula is composed to a certain degree of species from drier, more seasonal habitats, such as *Amphitecna latifolia, Anacardium excelsum, Aspidosperma megalocarpon, A. rigidum, Barnebydendron riedelii, Bernoullia*

el Parque Nacional Manuel Antonio, por Quepos, la región entre Dominical y Uvita y la Fila Retinto, por Palmar Norte. Estos sitios constituyen muestras claras de un patrón florístico de alta diversidad, más o menos continuo, que merece ser más estudiado para comprenderlo mejor y asegurar su conservación, incluso aquellas localidades fuertemente perturbadas (por la ganadería, la deforestación, los cultivos de palma de aceite, etc.), como el valle del Río Parrita. Aquí hay sitios considerados verdaderas "islas", como el Parque Nacional Manuel Antonio (683 ha), que contiene una flora de orquídeas relativamente rica (39 especies en 25 géneros) con el 50% de las especies calificadas de raras (Pupulin, 1998a, 1998b), a pesar de contar con tres o cuatro meses de clima relativamente seco (Herrera & Gómez P., 1993). El Parque Nacional Manuel Antonio alberga incluso algunas especies endémicas del país (p. ej., *Buchenavia costaricensis, Licania operculipetala, Lophanthera hammelii* y *Pseudima costaricense*), o conocidas en Costa Rica solamente de este lugar (p. ej., *Krugiodendron acuminatum, Mappia racemosa*). Este bosque está dominado por especies arbóreas como *Copaifera aromatica, Cupania rufescens, Licania operculipetala, Pseudolmedia spuria, Simaba cedron* y *Talisia nervosa* (Vargas, 1992). Sin embargo, *Simaba cedron* cuenta con poblaciones muy reducidas en áreas protegidas.

En la región de Uvita, cerca de la falda de la Fila Costeña, ocurren especies endémicas con relativa abundancia, como *Caryocar costaricense, Inga bella, Licania operculipetala* y *Sterculia* sp. nov. Además, en las faldas de la Fila Retinto existen otras especies importantes, por ser endémicas* o raras en su distribución, como *Barnebydendron riedelii, Brachistus nelsonii, Caladium bicolor, Combretum graciliflorum, Crossopetalum gomezii, Cryosophila grayumii**, *Endlicheria formosa, Guarea grandifolia, G. pyriformis**, *Hyospathe elegans, Licaria pergamentacea**, *Maytenus grisea, Pentaplaris doroteae**, *Peperomia saintpauliella**, *Pseudima costaricense** y *Ziziphus chloroxylon.*

En el Valle del Diquís, el componente vegetacional más importante es el humedal o manglar Térraba-Sierpe, que se encuentra en el delta del Río Grande de Térraba y la Laguna Sierpe y está dominado por especies como *Acrostichum aureum, Amphitecna latifolia, Annona glabra, Attalea rostrata, Avicennia germinans, Bactris major, Calathea crotalifera, C. lutea, Conocarpus erectus, Dalbergia brownei, Elaeis oleifera, Heliconia latispatha, Ixora nicaraguensis, Laguncularia racemosa, Luehea seemannii, Montrichardia arborescens, Mora oleifera, Muellera frutescens, Pelliciera rhizophorae, Phryganocydia phellosperma, Pterocarpus officinalis, Raphia taedigera, Rhabdadenia biflora, Rhizophora mangle, R. racemosa, Symphonia globulifera, Tabebuia palustris* y *Taliparitii tiliaceum.* Muchas de estas especies son típicas de los ecosistemas de manglar. El paisaje de este valle fue modificado fuertemente por la actividad bananera de los años 1940–1960, por lo que se hace difícil hoy dar una buena caracterización. Las poblaciones de varios táxones importantes, algunos de ellos endémicos, sufrieron una fuerte fragmentación en su rango de distribución natural; ejemplos notables de ello son las palmas *Cryosophila guagara,* cuyas únicas poblaciones protegidas

flammea, Bombacopsis sessilis, Brassavola nodosa, Brosimum alicastrum, Cnestidium rufescens, Copaifera camibar, Cuervea kappleriana, Cydista aequinoctialis, Cynometra bauhiniifolia, C. hemitomophylla, Erblichia odorata, Inga vera, Lafoensia punicifolia, Licania arborea, L. operculipetala, Myroxylon balsamum, Paramachaerium gruberi, Piper friedrichsthalii, P. guanacostense, Pithecellobium hymenaeifolium, Platymiscium curuense, Pouteria foveolata, P. triplarifolia, Prestonia mexicana, P. trifida, Pseudobombax septenatum, Psychotria acuminata, P. carthagenensis, P. nervosa, P. pubescens, Simaba cedron, Talipariti tiliaceum, Trigonia rugosa, Triplaris melaenodendron, and *Ximenia americana.* The majority of these species are found all along the coast from Carara National Park to the Burica Peninsula.

Within these forests of generally high diversity, there exist pockets with special features and very low diversity, such as the mangroves (e.g., at the mouth of the Río Rincón, Puerto Jiménez, and the Río Sirena), with the species associations already mentioned; Chocuaco and Corcovado Lagoons, dominated by such species as *Raphia taedigera, Bactris major, Elaeis oleifera, Mora oleifera,* and *Pterocarpus officinalis;* and swamp forests (at the mouths of the large rivers of the area), dominated by the association *Mora oleifera-Pterocarpus officinalis,* or *P. officinalis* alone with *Crinum erubescens* in the understory. Janzen (1978) called these associations "monocultures," because of the high density of so few species.

It is worth mentioning that, near Playa Piro at the southern end of the peninsula, a small patch of the *Curatella americana-Byrsonima crassifolia* association is found, in combination with a number of elements from dry savanna woodlands such as *Cnestidium rufescens, Corchorus siliquosus, Miconia argentea, Palicourea triphylla, Rourea glabra, Tetracera hydrophila,* and *Xylopia frutescens.* This isolated patch is relevant to the conclusions of Prado and Gibbs (cited by Pennington et al., 2000), which suggest that these fragmented distributions might be remnants of a once continuous area that perhaps reached its maximum extent during the dry/cold period of approximately 18,000–12,000 B.C.

Origin of the flora

Costa Rica and Panama comprise Isthmian Central America, the site of a marine portal that isolated South America and Central America until at least 15 million years ago (middle Miocene). The present land surface consists of thick marine sediments and volcanic rocks, deposited during the late Cretaceous and Tertiary over an oceanic crust dating mainly from the Jurassic to middle Cretaceous (Weyl, 1980). During the middle and late Miocene (ca. 15–6 million years ago), Costa Rica was represented by archipelagoes of varying configuration, part of the Caribbean tectonic plate. Closure of the isthmus, initiated by the collision of the westerly Cocos plate with the Caribbean, involved the violent uplift of the axial cordillera, still ongoing. The peninsulas of Santa Elena (but see

están en los parques nacionales Carara, Corcovado y Piedras Blancas, y *Bactris militaris* subsp. *militaris,* endémica a este valle y con una población desprotegida y en sumo peligro de extinción, por su pequeño tamaño. Notas recopiladas por Allen (1956) indican que ambas especies eran muy comunes en esta región.

En la Península de Osa, las exploraciones relativamente intensivas y sistemáticas de la diversidad florística son bastante recientes, aunque la región fue herborizada esporádicamente desde 1890 (ver capítulo de Historia para más detalles). Sin embargo, fue Paul Allen (1956) quien por primera vez reveló y documentó en detalle la riqueza de su flora, dando cuenta de un total de 433 especies de árboles representantes de 267 géneros y 72 familias, principalmente de la región de Esquinas (ahora Parque Nacional Piedras Blancas) y de Palmar Norte. A partir de 1984–1989, se iniciaron exploraciones botánicas que lograron documentar mejor esta importante región florística. Actualmente, según la base de datos del INBio (ATTA, nov. 2003), se conocen por lo menos 2571 especies de plantas con semillas y 289 especies de helechos y aliados de la región (Área de Conservación Osa). Algunos elementos característicos de esta región (sobre todo de la zona de vida bosque muy húmedo tropical), varios de ellos recién descubiertos y cuyo origen es suramericano, son *Anthodiscus chocoensis, Aspidosperma myristicifolium, Beilschmiedia curviramea, Byttneria pescapraeifolia, Buchenavia tetraphylla, Calophyllum longifolium, Caryocar costaricense, Chaunochiton kappleri, Chromolucuma rubriflora, Combretum assimile, Couepia platycalyx, Couratari guianensis, C. scottmorii, Cremastosperma* sp., *Dalbergia frutescens, Dendrobangia boliviana, Discophora guianensis, Doliocarpus hispidus, Elaeoluma glabrescens, Elvasia elvasioides, Eschweilera integrifolia, Gouania colombiana, Gustavia brachycarpa, Hirtella tubiflora, Homalomena erythropus, Humiriastrum diguense, Inga cylindrica, Micropholis venulosa, Naucleopsis ulei, Oenocarpus mapora, Pradosia atroviolacea, Parabignonia steyermarkii, Paramachaerium gruberi, Parkia pendula, Paullinia tenuifolia, Persea pseudofasciculata, Pitcairnia quesnelioides, Pterygota excelsa, Qualea paraensis, Sagotia brachysepala, Sloanea brachytepala, Sphyrospermum ellipticum, Styrax glabratus, Uribea tamarindoides* y *Vochysia megalophylla.* Algunos de sus elementos disyuntos hacia el norte (México–Nicaragua) son *Chamaedorea geonomiformis, Connarus lentiginosus, Gymnanthes riparia, Oecopetalum greenmanii, Philodendron popenoei, Recchia simplicifolia, Reinhardtia latisecta, Sloanea longipes, S. petenensis* y *Zygia cognata.* Los componentes costarricense-panameños incluyen *Alchornea grandis, Fusispermum laxiflorum, Oxandra longipetala, Philodendron burgeri, Pleurothyrium hexaglandulosum* y *Tragia correae.* Algunos elementos antillanos son *Chrysophyllum oliviforme, Freziera grisebachii, Pleodendron* y *Ziziphus chloroxylon.*

Lo anterior es una evidencia de que la mayor riqueza en plantas de la costa pacífica se encuentra en esta área. Incluso consideramos que la Península de Osa es una de las regiones más diversas del país. De hecho, estudios en parcelas de 1 ha con individuos de más de 10 cm de diámetro han registrado 112–181 spp./ha (Huber, 1996; Weissen-

below), Nicoya, Osa, and Burica are also being uplifted, while zones of subsidence include the Llanuras de San Carlos and Tortuguero (Limón Basin), the basins of the Ríos Tempisque, Grande de Térraba, and Coto Colorado, and the Gulf of Nicoya and Golfo Dulce. Continuity of Isthmian Central America and South America was not established until the late Pliocene, some 3.5–2.5 million years ago. The active stratovolcanoes of the Cordilleras de Guanacaste (including Volcán Arenal) and Central, related to the subduction of the Cocos Plate, have been erected since the upper Pleistocene.

The creation of upland habitats resulting from the uplift of cordilleras in southern Central America, concomitant with a major drop in temperature beginning in the middle Miocene, fostered the southward migration of temperate North American (Laurasian) plants, to Isthmian Central America and (in many cases) beyond. Examples include members of the genera *Alnus, Berberis, Cornus, Lupinus, Morella, Morus, Nyssa, Oenothera, Prunus, Quercus, Rhamnus, Ribes, Rubus, Salvia, Scutellaria, Ulmus, Vaccinium, Valeriana,* and *Viburnum.* Meanwhile, the establishment of a dry-land connection with South America permitted migration of tropical Gondwanan plants northward into Central America and Mexico. These, thriving in both wet and seasonally dry forests at lower elevations, include members of the genera *Amaioua, Clytostoma, Coussapoa, Cremastosperma, Dicella, Herrania, Mansoa, Maripa, Peritassa, Seguieria, Selysia, Siparuna, Socratea, Thinouia,* and *Trigonia.*

The composition and origin of much of Costa Rica's flora can probably be explained by the above simplistic scenario: temperate elements from North America (Laurasian) colonizing the uplands, tropical elements from South America (Gondwanan) at lower elevations. But complications arise, especially involving the tropical elements. A large contingent of Gondwanan plants of African origin appears to have reached southern Central America from the north, including members of many important genera: *Acacia, Beilschmiedia, Bursera, Caesalpinia, Cedrela, Chrysophyllum, Dalbergia, Diospyros, Ficus, Lonchocarpus, Nectandra, Ocotea, Oreopanax, Persea, Sabal, Sapium, Sterculia,* and *Terminalia.* There is also evidence that members of some tropical genera may have arrived from South America prior to the landbridge connection, e.g., *Alchornea, Allophylus, Apeiba, Astronium, Bauhinia, Bernoullia, Casearia, Dendropanax, Erythrina, Eugenia, Homalium, Luehea, Mabea, Ochroma, Pouteria, Tapirira, Thouinia,* and *Trichilia.* Moreover, the Santa Elena Peninsula, which originated some 85 million years ago as an oceanic island, presumably developed its own endemic flora, which would have mingled with the mainland flora when peninsular status was attained (Janzen, 1998). Janzen (1998) suggested the following species as possible holdovers from an endemic Santa Elena flora: *Acacia riparia* (Fabaceae), *Agave seemanniana* (Agavaceae), *Amphipterygium adstringens* (Anacardiaceae), *Bursera permollis* and *B. schlechtendalii* (Burseraceae), and *Melocactus curvispinus* (Cactaceae). Costa Rican lowland forests are thus believed to have a heterogeneous origin, with elements arriving from various sources via different routes and at different times.

hofer, 1996) y 186–217 spp./ha (Castillo, 1996, citado por Acosta, 1998), y para individuos mayores de 5 cm de diámetro, 149–201 spp./ha (N. Zamora V. & R. Aguilar, datos sin publicar). Además, hay grandes diferencias en la diversidad según las condiciones topográficas (cima, cuenca, pendiente o costa). Al menos con respeto a los árboles, quizás estos bosques parecen ser iguales o más diversos que los bosques muy húmedos no estacionales de la vertiente del Caribe. Pero las bajuras caribeñas son obviamente más ricas en epífitas y helechos; además, en la zona de Sarapiquí se han medido hasta 203 spp./ha de árboles (mayores de 10 cm de diámetro) en una sola parcela a 300 m de elevación, y los otros valores encontrados en elevaciones bajas (100–500 m) del Caribe caen entre estos rangos (Lieberman et al., 1996). Por lo tanto, nuestra hipótesis sobre la riqueza de la Península de Osa requiere ser evaluada con mayor detalle.

En general, como ya indicamos, en el interior de esta península existen varios patrones de vegetación, los cuales han sido comentados brevemente por otros autores (Quesada Q. et al., 1997; Weissenhofer et al., 2001; Kappelle et al., 2003), por lo que nos referiremos a ellos a *grosso modo.* La región entre Los Mogos y Rincón, que corresponde a la parte del cuello de la península, contiene una flora un tanto diferente, en particular por su mayor riqueza y/o abundancia de especies de la familia de las leguminosas, así como *Balizia elegans, Bauhinia* sp. nov., *Copaifera camibar, Dalbergia frutescens, Inga venusta, Macrolobium costaricense, Mimosa myriadenia, Newtonia suaveolens, Parkia pendula, Peltogyne purpurea, Senna spinescens, Uribea tamarindoides* y *Zygia cognata.* Varias de ellas son compartidas con el Parque Nacional Piedras Blancas y el Refugio Nacional de Fauna Silvestre Golfito, localidades que conforman y comparten más o menos un patrón común. De algunas especies (*Copaifera camibar, Zygia cognata*) se han encontrado hasta 20 individuos/ha (N. Zamora V. & R. Aguilar, datos sin publicar). Curiosamente, *Copaifera camibar,* que se consideraba endémica de la Península de Osa, se descubrió recientemente en el estado de Amazonas en

Los Mogos (2003)

The more recent (late Tertiary and Quaternary) geological periods in southern Central America have been marked by fluctuations in sea level, topography, temperature, and precipitation, with cooler, drier intervals alternating with relatively warm, wet intervals (e.g., the present one). The result has been a continuously changing mosaic of closed, wet forests, and more open, drier forests or savanna-like vegetation. Savannas, never abundant in Central America, appear to be a fairly recent development, provoked or at least augmented by human intervention.

The foregoing summary of the history of vegetation in southern Central America was abstracted mainly from Burnham & Graham (1999), with some reference to Rich & Rich (1983). These works should be consulted for additional information and sources.

Melocactus curvispinus

Endemism and diversity

Mesoamerica is considered one of nine zones in the world with exceptionally high endemism, harboring 5000 endemic species, equivalent to 1.7% of the global estimate of 300,000 species of vascular plants (Myers et al., 2000). Costa Rica contributes approximately 1000 endemic species, an important 20% of this regional diversity.

The knowledge of taxonomic diversity for any country depends (especially in the case of large, complex groups) on the existence of specialists, in the country and in the world, who work with specimens of their group from the country. According to Jørgensen & León-Yánez (1999), this factor explains the apparent differences between Ecuador and Peru in terms of total species known, e.g., in the families Orchidaceae (3013 spp. in Ecuador and 1587 spp. in Peru) and Asteraceae (863 spp. and 1432 spp., respectively). Another way to make a similar point is to say that the known plant species diversity of any country depends on whether or not it has a recently published flora and/or an active flora project. Similarly, the degree of endemism for any continental country or region is influenced by the amount of effort put into botanical exploration and the continued taxonomic revision of its flora. This may be part of the reason that endemism of seed plant species is apparently so low in countries such as Nicaragua (1.3%; Stevens, 2001) and Belize (1.2%; Balick et al., 2000) compared to Costa Rica (11–12%, according to our unpublished data gleaned from *Manual* manuscripts and

Venezuela, entre Puerto Ayacucho y Gavilán (80–100 m), y los autores indicaron que es una de las especies más comunes en ciertos bosques (Berry et al., 1997). Lo anterior también es otro ejemplo de las afinidades florísticas entre Osa y el norte de Suramérica.

Los tres puntos más altos de esta península, que alcanzan un rango de apenas 617–745 m, contienen muestras de vegetación característica de los bosques montanos o nubosos, dada la presencia (a veces con relativa abundancia) de especies como *Alfaroa guanacastensis, Anthurium hoffmannii, Bactris herrerana, Bathysa veraguensis, Ceiba rosea, Daphnopsis americana, Diospyros hartmanniana, D. panamensis, Freziera candicans, Gordonia fruticosa, Hedyosmum brenesii, Hillia loranthoides, Ladenbergia sericophylla, Oreomunnea pterocarpa, Quercus* spp., *Satyria warszewiczii, Saurauia montana, Symplococarpon purpusii* y *Ticodendron incognitum.* Algunas de estas especies se encuentran en elevaciones aún más bajas (0–300 m), como *Anthurium hoffmannii, Diospyros hartmanniana, D. panamensis, Hedyosmum brenesii* y *Oreomunnea pterocarpa.*

La vegetación costera forma un cordón de vegetación que bordea la Península de Osa y está constituido por especies características de ese hábitat, especialmente por elementos típicos de climas más secos y estacionales; algunos de los cuales son *Amphitecna latifolia, Anacardium excelsum, Aspidosperma megalocarpon, A. rigidum, Barnebydendron riedelii, Bernoullia flammea, Bombacopsis sessilis, Brassavola nodosa, Brosimum alicastrum, Cnestidium rufescens, Copaifera camibar, Cuervea kappleriana, Cydista aequinoctialis, Cynometra bauhiniifolia, C. hemitomophylla, Erblichia odorata, Inga vera, Lafoensia punicifolia, Licania arborea, L. operculipetala, Myroxylon balsamum, Paramachaerium gruberi, Piper friedrichsthalii, P. guanacostense, Pithecellobium hymenaeifolium, Platymiscium curuense, Pouteria foveolata, P. triplarifolia, Prestonia mexicana, P. trifida, Pseudobombax septenatum, Psychotria acuminata, P. carthagenensis, P. nervosa, P. pubescens, Simaba cedron, Taliparitis tiliaceum, Trigonia rugosa, Triplaris melaenodendron* y *Ximenia americana.* La mayoría de estas especies se da a lo largo de la costa pacífica, desde el Parque Nacional Carara hasta la Península de Burica.

A pesar de la alta diversidad de estos bosques, dentro de la región también existen ecosistemas con baja diversidad y características especiales, como los manglares (p. ej., en la boca del Río Rincón, Puerto Jiménez y el Río Sirena), con especies que ya mencionamos; las lagunas Chocuaco y Corcovado, dominadas por especies como *Raphia taedigera, Bactris major, Elaeis oleifera, Mora oleifera* y *Pterocarpus officinalis;* y los bosques anegados (en las bocas de los ríos grandes del lugar), dominados por la asociación *Mora oleifera-Pterocarpus officinalis,* o por sólo *Pterocarpus officinalis* con *Crinum erubescens* en el sotobosque. Janzen (1978) llamó a estas asociaciones "monocultivos", debido al alto predominio de tales especies por unidad de área.

Vale la pena mencionar brevemente que, cerca de Playa Piro, en el extremo sur de la Península de Osa, existe un pequeño parche de *Curatella americana-Byrsonima crassifolia,* asociado a otros elementos de sabanas arboladas secas, como los siguien-

other sources). Of course, in these particular cases it is also likely that the relatively drier and less mountainous terrain to the north of Costa Rica is directly related to the lower endemism there. In this regard, the levels of endemism registered for Ecuador and Peru, countries that are even more mountainous and wetter to (in certain places) very much drier than Costa Rica, are 27% (for vascular plants) and 31% (for seed plants), respectively (Jørgensen & León-Yánez, 1999; Brako & Zarucchi, 1993). Include in the formulae that the total land area of Ecuador is five times, and of Peru 25 times, that of Costa Rica.

It should also be noted that continued study and exploration can lead to decreased estimates of endemism. The currently accepted percentage of endemism for the Costa Rican flora (see above) is less than a third of Standley's (1938b: 1571) estimate of 37%. A substantial portion of this reduction can be attributed to more inclusive species concepts for the genus *Piper* (see Analysis, below). Furthermore, many species formerly believed endemic to Costa Rica have been found in the course of recent botanical field work in remote portions of westernmost Panama (particularly in the region of Cerro Fábrega). But if endemism estimates for Costa Rica have been depressed by exploration in other countries, the reverse is also true; some examples are recent discoveries in Costa Rica of former Mexican (*Chiangiodendron mexicanum* and *Recchia simplicifolia*) and Ecuadorian (*Acanthosyris annonagustata* and *Miconia sparrei*) endemics.

In Costa Rica, areas of high endemism are concentrated mostly along the main cordilleras, a fine example being the Cordillera de Tilarán, with close to 10% (Haber, 2000a); nevertheless, other sites at middle and lower elevations and with irregular topography, such as the coastal ranges of the central Pacific region and the Osa Peninsula, also stand out in this regard. A few families with important percentages of endemism are: Acanthaceae (23%, mostly in the genus *Justicia,* with 47%); Bromeliaceae (20.2%, mostly in the genus *Werauhia,* with 46.5%); Lauraceae (18.9%); Marantaceae (22%, mostly in the genus *Calathea,* with 27%); and Orchidaceae (26%, mostly in the genera *Epidendrum, Lepanthes,* and *Pleurothallis,* with 41%, 90%, and 24%, respectively). Endemism in the tree genus *Inga* (Fabaceae) is also notably high (21%; Zamora V. & Pennington, 2001).

Analysis

Costa Rica is famous for having set aside a large percentage of its territory in national parks and other protected areas where logging is not permitted (at least 16%; cf. Boza & Cevo, 2001), and for its conservation-minded and well-educated populace. At the same time, it is infamous for ranking high among the top ten nations in the world in rate of deforestation (ca. 3.9% of the remaining forest per year). One-third of Costa Rica's forest cover was lost between 1950 and 1985 (Beletsky, 1998). This is nowhere more evident than in the Caribbean lowlands. In Standley's time, only a very small portion of that area had been planted with bananas, and the vast Llanuras de San Carlos and

tes: *Cnestidium rufescens, Corchorus siliquosus, Miconia argentea, Palicourea triphylla, Rourea glabra, Tetracera hydrophila* y *Xylopia frutescens.* Este parche, ecológicamente aislado, cae dentro de la conclusión de Prado y Gibbs (citados por Pennington et al., 2000), según la cual tales distribuciones fragmentadas podrían ser vestigios de lo que una vez fue una gran formación estacional continua, que quizás alcanzó su máxima extensión durante el período seco/frío, de aproximadamente 18,000–12,000 A.C.

Origen de la flora

Costa Rica y Panamá constituyen la Centroamérica ístmica, el lugar donde existió el estrecho marino que mantuvo aisladas a Suramérica y Centroamérica hasta hace por lo menos 15 millones de años (mediados del Mioceno). La superficie actual está formada por gruesos sedimentos marinos y rocas volcánicas, depositados hacia el final del Cretácico y el Terciario sobre una costra oceánica que data desde el Jurásico hasta mediados del Cretácico (Weyl, 1980). A mediados y finales del Mioceno (hace ca. 15–6 millones de años), Costa Rica estaba formada por una serie de archipiélagos de diversas configuraciones que eran parte de la placa tectónica caribeña. Con el cierre del istmo, que se inició con la colisión entre la placa Cocos (al oeste) y la placa del Caribe, comenzó el levantamiento del eje cordillerano principal, que aún hoy continúa. Las penínsulas de Santa Elena (pero ver más adelante), Nicoya, Osa y Burica también continúan levantándose, mientras que en las llanuras de San Carlos y de Tortuguero (Cuenca de Limón), en las cuencas de los ríos Tempisque, Grande de Térraba y Coto Colorado y en los golfos de Nicoya y Dulce existen zonas de hundimiento. La conexión entre la Centroamérica ístmica y Suramérica no se estableció sino hasta finales del Plioceno, hace aproximadamente 3.5–2.5 millones de años. Los estratovolcanes activos de las cordilleras de Guanacaste (incluyendo el Volcán Arenal) y Central, que tienen su origen en la subducción de la placa Cocos, comenzaron a elevarse desde el Pleistoceno superior.

La creación de ambientes montañosos a causa del levantamiento de cordilleras en el sur de Centroamérica, junto con una mayor disminución de la temperatura desde mediados del Mioceno, dio lugar a una migración de plantas tipo Norteamérica templada (laurásicas) hacia el sur hasta Centroamérica y en muchos casos más al sur. Ejemplos de este movimiento incluyen miembros de los géneros *Alnus, Berberis, Cornus, Lupinus, Morella, Morus, Nyssa, Oenothera, Prunus, Quercus, Rhamnus, Ribes, Rubus, Salvia, Scutellaria, Ulmus, Vaccinium, Valeriana* y *Viburnum.* A la vez, el establecimiento de una conexión por tierra con Suramérica permitió la migración de plantas tropicales (tipo gondwánicas) hacia el norte hasta Centroamérica y México. Estas últimas incluyen plantas que prosperan en elevaciones bajas tanto en bosques muy húmedos como estacionalmente secos, p. ej., las de los géneros *Amaioua, Clytostoma, Coussapoa, Cremastosperma, Dicella, Herrania, Mansoa, Maripa, Peritassa, Seguieria, Selysia, Siparuna, Socratea, Thinouia* y *Trigonia.*

Santa Clara still formed a "dense stand of huge trees . . . stretching far northward almost to the Pacific coast" (Standley, 1937b: 13). Today, except for Tortuguero National Park, all that remains are small patches of much intervened forest. As a result, the floristic landscape before us now is very different from that seen by Standley in the 1920s. For Standley, the most "modified" vegetation was that of the Central Valley and other coffee country of the Pacific slope, in his "tierra templada" zone (see below). Much of this rich agricultural land, with deep, loamy volcanic soils, was certainly cleared by indigenous people, prior to the arrival of the Spanish. Nowadays, that deforestation seems so long ago that we hardly think of it. The Pacific lowlands south and somewhat west of San José (including the Fila Costeña), hardly known at all botanically during Standley's time, must have been cut over (as most of it is now) during the intervening period. What we witness today is the steady deforestation of the Osa Peninsula forest reserves and, basically, all of the other forest reserve areas that buffer the national parks.

The present discussion, aimed mostly at a simple demonstration of our current state of knowledge compared to that revealed by Standley's work, must be weighed against the stark reality of immense and continuing deforestation. The species counts given below, although based on the real data of specimens, are bound to change, not only because we continue to explore and to discover novelties, but also because the Costa Rican landscape is changing.

Although numerous more rigorous and more detailed divisions of Costa Rica into phytogeographical or climatological regions (see beginning of this chapter) have since been published, the division into four (Caribbean *tierra caliente*, Pacific *tierra caliente*, *tierra templada*, and *tierra fría*), followed by Standley (1937b) and earlier authors, is the simplest and easiest to use for comparison and analysis (see also León & Poveda Á., 2000). Standley's preference for the elevational ranges designated by Wercklé (1909), rather than those of Pittier (1908), is followed here: tierra caliente = 0–800 m, tierra templada = 800–1500 m, tierra fría = 1500 m and above. The vegetation differs among these areas basically because, in Costa Rica, the Caribbean slope is less seasonal and generally wetter than the Pacific slope and rainfall (or the effectiveness of available moisture) increases with elevation. Also, it is known that an abrupt temperature and vegetational change occurs on the Pacific slope between 700 and 900 m (see Burger, 1995). Specific details of temperature and rainfall are discussed in the section Climate and weather of the chapter on The physical environment, where it can be seen that these four areas are by no means homogeneous. We have learned that, even within relatively small patches of forest, such as those of La Selva Biological Station and Carara National Park, heterogeneity is the rule. Nuances of slope, soil type, proximity to flood plains and streams, and recent history of human-caused or natural events create often very localized patchiness in vegetation composition.

We will make no attempt to improve or even equal Standley's amicable travelogue of these areas; most of his observations are still valid, and even most of the scientific names he mentions are still accepted here. Our goal is simply to characterize and com-

Morella cerifera

En muchos casos, la composición y el origen de la flora de Costa Rica probablemente se pueden explicar mediante el anterior escenario simplístico: elementos de zonas templadas de Norteamérica (laurásica) colonizaron las tierras altas, y elementos de zonas tropicales de Suramérica (gondwánica) colonizaron las tierras bajas. Sin embargo, surgen complicaciones, especialmente con los elementos tropicales. Aparentemente, una gran cantidad de plantas gondwánicas de origen africano llegaron al sur de Centroamérica desde el norte, p. ej., miembros de géneros importantes como *Acacia, Beilschmiedia, Bursera, Caesalpinia, Cedrela, Chrysophyllum, Dalbergia, Diospyros, Ficus, Lonchocarpus, Nectandra, Ocotea, Oreopanax, Persea, Sabal, Sapium, Sterculia* y *Terminalia.* También existen evidencias de que algunos miembros de ciertos géneros tropicales posiblemente llegaron desde Suramérica antes de la conexión por tierra, p. ej., *Alchornea, Allophylus, Apeiba, Astronium, Bauhinia, Bernoullia, Casearia, Dendropanax, Erythrina, Eugenia, Homalium, Luehea, Mabea, Ochroma, Pouteria, Tapirira, Thouinia* y *Trichilia.* Además, la Península de Santa Elena, que se originó hace unos 85 millones de años como una isla oceánica, presumiblemente desarrolló su propia flora endémica, la cual se habría mezclado con la flora de tierra firme cuando se formó la península (Janzen, 1998). Janzen (1998) propuso las siguientes especies como posibles remanentes de una flora endémica de Santa Elena: *Acacia riparia* (Fabaceae), *Agave seemanniana* (Agavaceae), *Amphipterygium adstringens* (Anacardiaceae), *Bursera permollis* y *B. schlechtendalii* (Burseraceae) y *Melocactus curvispinus* (Cactaceae). Por ende, se cree que los bosques de tierras bajas en Costa Rica tienen un origen heterogéneo, con elementos que llegaron de varias fuentes por diferentes rutas y en diferentes épocas.

En el sur de Centroamérica, los períodos geológicos más recientes (tardío Terciario y Cuaternario) se han evidenciado por fluctuaciones en los niveles del mar, la topografía, la temperatura y la precipitación, con intervalos más fríos y secos alternando con intervalos relativamente cálidos y húmedos (p. ej., el actual intervalo). Esto ha dado lugar a un mosaico cambiante de bosques cerrados, muy húmedos y bosques más abiertos y secos o de vegetación parecida a la sabana. Las sabanas, nunca muy abundantes en Centroamérica, parecen ser un fenómeno más o menos reciente, provocado—o por lo menos aumentado—por la intervención humana.

pare these regions with regard to the taxonomic and habital composition of their floras, through a relatively impersonal analysis of the data.

A discussion of the floristic differences among these four regions can best be viewed in reference to the summary of the entire flora. Our present calculations of species totals (which, taken at the time of writing of this introduction, may vary slightly from the actual numbers), based on *Manual* treatments and the specimen database, show a considerable increase compared to those published by Standley (1938b: 1569) for the same groups, excluding ferns, which he did not treat or tabulate (see Table 3).

It should be noted that of the phenomenal 537 species of Piperaceae reported by Standley (more accurately, by Trelease in Standley), today only about 200 are recognized. Trelease was a prodigious "splitter" (as Standley himself was well aware; see Morton, 1963: 18), and most of his names are accordingly now considered synonyms. But for that anomaly, Standley's data would show the same five families as most diverse, albeit in a slightly different order, with Rubiaceae (251 spp.) just below Poaceae (see Table 4).

Ignoring the large number of once or rarely collected, weedy, exotic grasses that have accumulated over the years (often without really becoming established), the Poaceae, Asteraceae, and Rubiaceae that form part of the actual floristic landscape are nearly equal in number of species. The most diverse genera of vascular plants in Costa Rica are *Epidendrum* (158 spp.), *Pleurothallis* (152 spp.), *Elaphoglossum* (140 spp.), and *Maxillaria* and *Miconia* (both with 107 spp.), followed by *Peperomia, Piper,* and *Psychotria,* each with about 100 species. The ferns and fern allies, taken together, are approximately on par with the orchids in terms of diversity; their ca. 1100 species are divided nearly equally between epiphytes and terrestrial herbs, except for about 40 species of arborescent ferns and a few viny species.

Our task of discussing the complex flora of Costa Rica is made somewhat easier (or at least more accountable) than it was for earlier botanists by virtue of databases. With the computerized label data of approximately 120,000 specimens in the INBio herbarium (accounting for at least 93% of the known vascular flora), we have at our dis-

Table 3. Total species in major groups now vs. Standley.

	Manual	**Standley**
Ferns and fern allies	1112	n.a.
Gymnosperms	13	9
Monocots	2986	1946
Dicots	5250	4130
Total seed plants	8249	6085
Total vascular plants	9361	

Para este resumen de la historia de la vegetación del sur de Centroamérica se utilizó como fuente principal Burnham & Graham (1999) y, en menor medida, Rich & Rich (1983). Para obtener más información y bibliografía, se pueden consultar estas dos obras.

Endemismo y diversidad

Se considera que la región mesoamericana es una de las nueve zonas del mundo con una diversidad excepcionalmente alta de especies endémicas, con 5000 de ellas, lo que equivale al 1.7% del total global de 300,000 especies de plantas vasculares (Myers et al., 2000). Costa Rica contribuye con aproximadamente 1000 especies endémicas, un importante 20% de esta diversidad regional.

El conocimiento de la diversidad de táxones para un país depende—especialmente en el caso de los grupos más diversos y complejos—de si existen en ese país o en el mundo taxónomos trabajando en dichos grupos con muestras del país. Así se explican, según Jørgensen & León-Yánez (1999), las diferencias aparentes que existen entre Ecuador y Perú en el tamaño, p. ej., de las familias Orchidaceae (con 3013 spp. para Ecuador y 1587 spp. para Perú) y Asteraceae (con 863 spp. y 1432 spp., respectivamente). Otra manera de decir casi lo mismo es que la diversidad florística conocida de un país depende de que si tiene una flora recién publicada y/o un proyecto de flora activo. De igual forma, la tasa de endemismo de un país o región, en territorio continental, está condicionada por el nivel de esfuerzo destinado a la exploración botánica y a los estudios sistemático-taxonómicos constantes de su flora. Es posible que, en cierto modo, eso explique el bajo endemismo de especies de plantas con semillas en países como Nicaragua (1.3%; Stevens, 2001) y Belice (1.2%; Balick et al., 2000), donde se nota una disminución abrupta en comparación con el endemismo en Costa Rica (11–12%, según nuestros datos, sin publicar, derivados de tratamientos del *Manual* y otras fuentes). Es probable que esto no sólo se deba a que la flora de esos dos países debe estudiarse mejor, sino a que un clima más seco y las cordilleras más bajas hacia el norte de Centroamérica tienen un efecto importante. Asimismo, los niveles de endemismo registrados para Ecuador y Perú, países aún más montañosos y más húmedos e incluso (en ciertos lugares) mucho más secos que Costa Rica, es de 27% (para plantas vasculares) y 31% (para plantas con semillas), respectivamente (Jørgensen & León-Yánez, 1999; Brako & Zarucchi, 1993). Además, hay que considerar que el área de Ecuador es más que cinco veces y la de Perú 25 veces más grande que la de Costa Rica.

Vale la pena mencionar que la constante e intensa actividad sistemático-taxonómica también puede reducir los cálculos de endemismo. El porcentaje de endemismo actualmente aceptado para Costa Rica (ver arriba) es menos de un tercio del 37% estimado por Standley (1938b: 1571). Una porción bastante grande de esta reducción puede ser atribuida a conceptos más amplios para las especies de *Piper* (ver Análisis,

posal an excellent tool, of which we make only very simple use here. We are currently in the process of marking all species as to typical habit type according to the following categories: tree, shrub, vine, herb, epiphyte (including hemi-epiphytes and parasites). In this floristic context, trees and shrubs are defined according to height (woody plants ≥ 4 m, versus < 4 m, respectively). Vines include both woody and herbaceous plants, but substrate-clinging climbers such as many *Asplundia, Monstera,* and *Philodendron* species are considered epiphytes, as are species of Marcgraviaceae and the like, even though they may have elongate stems. Strangler figs (*Ficus* spp.) that usually end up as free-standing trees are counted as trees, whereas the numerous epiphytic *Clusia* species, that may occasionally be found as free-standing trees, are counted as epiphytes. Herbs, trees, and shrubs in this context refer to non-epiphytes, i.e., terrestrial species. Some species, especially of *Anthurium,* are versatile and may be found growing both as epiphytes and terrestrially; these are counted here as epiphytes, unless known to occur only rarely as epiphytes. Likewise, species that can be found fertile both as shrubs and trees are here counted as trees.

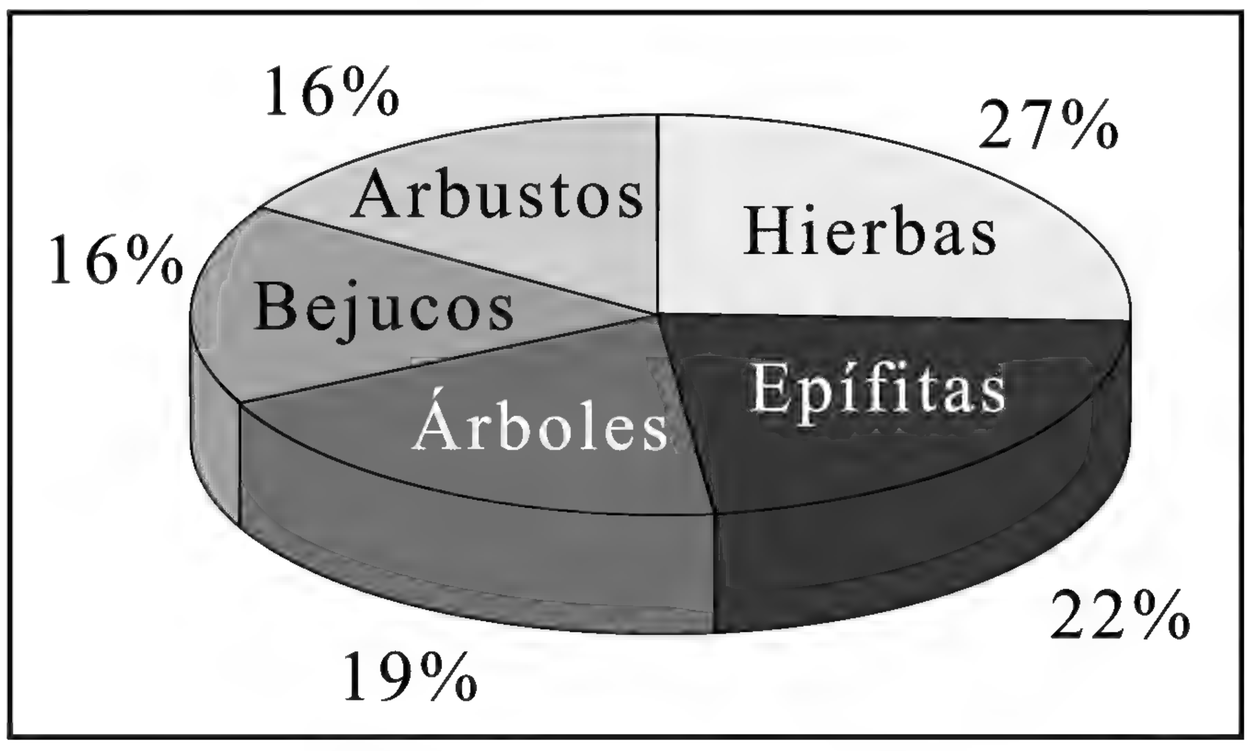


Fig. 2. Percentage of the total flora in five habit types.

So analyzed, the herbaceous habit has the most species in the flora, followed by epiphytes, trees, vines, and shrubs (see Fig. 2). The five families with the most tree species in Costa Rica are Fabaceae, Rubiaceae, Lauraceae, Melastomataceae, and Moraceae (in that order). The five with the most shrub species are Rubiaceae, Melastomataceae, Asteraceae, Fabaceae, and Piperaceae. The five most diverse vine families are Fabaceae, Convolvulaceae, Cucurbitaceae, Bignoniaceae, and Asteraceae. The five leading herb families are Poaceae, Asteraceae, Cyperaceae, Orchidaceae, and Pteridaceae. Among epiphytes, Orchidaceae, Bromeliaceae, Araceae, Lomariopsidaceae, and Polypodiaceae hold top honors (see Fig. 3, p. 205). In terms of genera, the two most diverse in each of the five habit categories (with their numbers of species of the particular habit type in parentheses) are as follows:

abajo). Además, muchas especies antes consideradas endémicas a Costa Rica se han encontrado durante exploraciones botánicas recientes en áreas remotas de Panamá occidental (especialmente en la región de Cerro Fábrega). Pero no sólo se disminuye el endemismo en Costa Rica por exploraciones en otros países, también pasa al revés; algunos ejemplos buenos son los hallazgos recientes en Costa Rica de especies antes consideradas como endémicas de México (*Chiangiodendron mexicanum* y *Recchia simplicifolia*) y Ecuador (*Acanthosyris annonagustata* y *Miconia sparrei*).

Las áreas de alto endemismo en Costa Rica se concentran principalmente a lo largo del eje cordillerano principal, siendo la Cordillera de Tilarán, con ca. 10% (Haber, 2000a), un buen ejemplo; sin embargo, otros sitios con elevaciones medias a bajas y con topografía irregular, como las serranías de la parte central del Pacífico y la Península de Osa, figuran también como puntos de alto endemismo. Algunas familias con importantes porcentajes de endemismo son Acanthaceae (23%, principalmente el género *Justicia,* con 47%); Bromeliaceae (20.2%, principalmente el género *Werauhia,* con 46.5%); Lauraceae (18.9%); Marantaceae (22%, principalmente el género *Calathea,* con 27%); y Orchidaceae (26%, principalmente en los géneros *Epidendrum, Lepanthes* y *Pleurothallis,* con 41%, 90% y 24%, respectivamente). Es notable también, en la familia Fabaceae, el endemismo del género arbóreo *Inga* (21%; Zamora V. & Pennington, 2001).

Análisis

Costa Rica es un país reconocido a escala internacional por dedicar un alto porcentaje de su territorio a parques nacionales y otras áreas protegidas, donde no se permite la tala (al menos en el 16% de todo el territorio; cf. Boza & Cevo, 2001). Su población también goza de un alto nivel educativo y es relativamente conciente de la necesidad de conservar la biodiversidad. Pero al mismo tiempo, tiene una tasa de deforestación muy alta. Entre 1950 y 1985, Costa Rica sufrió la pérdida de la tercera parte de su cobertura boscosa (Beletsky, 1998), lo cual es más evidente en las tierras bajas del Caribe. En la época de Standley, sólo una parte muy pequeña de esa región caribeña estaba sembrada de bananales, y las vastas llanuras de San Carlos y Santa Clara todavía formaban "una población densa de árboles enormes . . . que se extiende hacia el norte hasta llegar casi a la costa pacífica" (Standley, 1937b: 13). Hoy en día, con excepción del Parque Nacional Tortuguero, lo que queda de esta gran selva son pequeños parches de bosque muy alterado. Como resultado, el paisaje florístico que vemos ahora es muy diferente del que vio Standley en la década de 1920. Para Standley, la vegetación más alterada era la del Valle Central y otros sitios cafetaleros de la vertiente del Pacífico, dentro de la zona que él llamó "tierra templada" (ver más adelante). Gran parte de estas tierras de producción agrícola, con suelos volcánicos profundos y muy fértiles, probablemente había sido deforestada por los indígenas antes de la llegada de los españoles. Hoy, esa deforestación, o el efecto de ella, parece tan remota que casi no pensamos en ella. Las tierras bajas del Pacífico al sur y un poco al oeste de San José (incluyendo la Fila Costeña), casi desconocidas botánicamente en la época de Standley, deben haber sido deforestadas (como

Trees—*Inga* (54), *Ocotea* (45)
Shrubs—*Piper* (80), *Psychotria* (75)
Vines—*Passiflora* (47), *Ipomoea* (40)
Herbs—*Thelypteris* (85), *Cyperus* (58)
Epiphytes—*Epidendrum* (158), *Pleurothallis* (152)

An observation from the graphics in Fig. 3 is that species diversity is spread somewhat more equitably among vines, trees, and shrubs than among epiphytes and herbs. Relatively few large families account for much of the diversity in the latter two groups, whereas many families contribute significantly to the diversity of the former three habit types. This is particularly true for epiphytes, where all of the top five families specialize, in a sense, on the epiphytic mode (see also Burger, 1985; Gentry & Dodson, 1987). (Fig. 3 is to be interpreted according to the following example, from "Epífitas": 1115 species of Orchidaceae are epiphytes, representing 53% of total epiphyte species ["% de todas las spp. de epífitas . . . "], and 86% of Orchidaceae species are epiphytes ["% de las spp. de la familia . . . "].)

One of the major structural differences between wet forests and the vegetation of drier, more seasonal (temperate) areas is not only greater species diversity, but, particularly, greater diversity and abundance of epiphytes (see Gentry & Dodson, 1987). Epiphytes make up 22% of the total vascular flora of Costa Rica. Over half of the species of epiphytes are orchids, while ferns and their allies account for a large portion of the remaining species. Together, vines and epiphytes, growth forms rare in climates more severe than that of Costa Rica (Burger, 1985), make up nearly 40% of the Costa Rican flora. Although terrestrial herbs account for the largest percentage of species (27%), that figure may be somewhat inflated, again due to the large number of once-reported, exotic grasses. Generally speaking, herbaceous plants do not form a very conspicuous part of the forest understory, except for large-leaved monocots (especially in forest edges and clearings). Nevertheless, as forests are cleared, trees, shrubs, and epiphytes give way immediately to herbaceous plants, so that it would not be surprising to learn that a complete analysis of the flora in Standley's time, were it available, would reveal fewer species of herbs than now (assuming no change in the amount of natural savanna and paramo, habitats where herbs abound).

Before embarking upon an analysis of the flora with respect to elevation, we should point out that the above statistics and those of the summary tables of the known flora are quite accurate estimates based on all the information available, including both *Manual* manuscripts and various databases. However, the following discussion relies almost exclusively on the INBio database (ATTA), in which distributional data are quite accurate and specimen records can be counted, but not all of the known species are represented. For that reason, discrepancies in total species counts with those just previously mentioned will result. The totals mentioned in the text are from queries made of ATTA in November 2003, whereas the graphs were produced in April 2001.

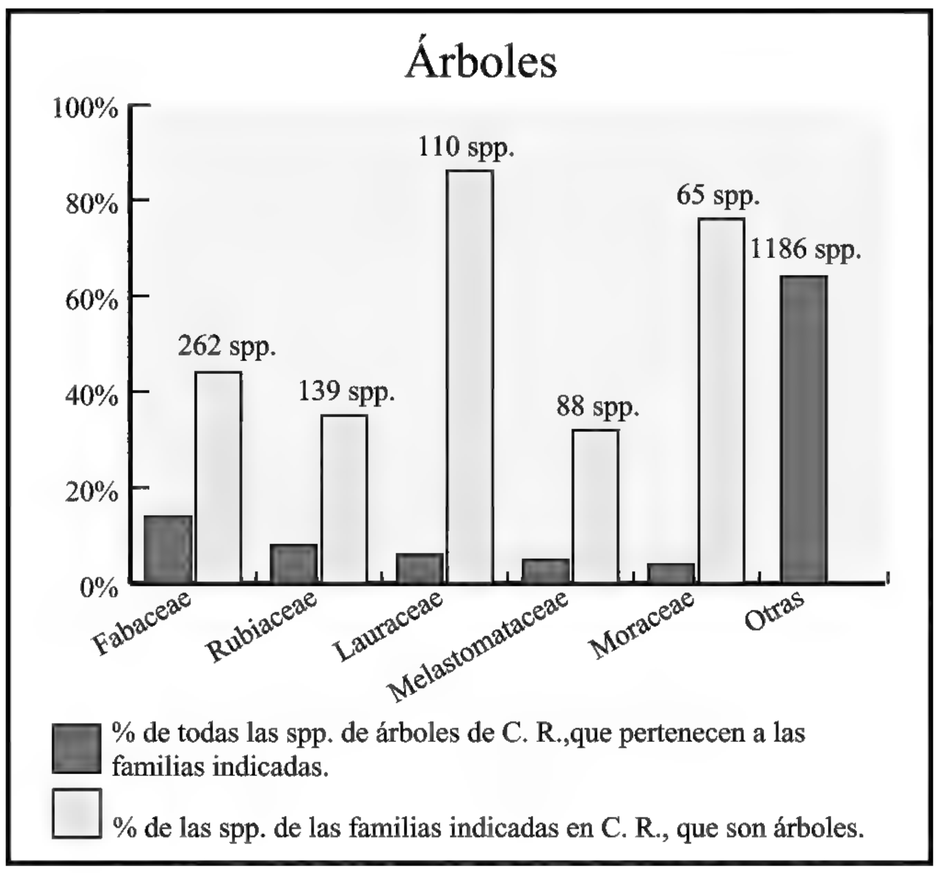
Standley's (1937b) discussion of the Pacific tierra caliente is remarkable for being

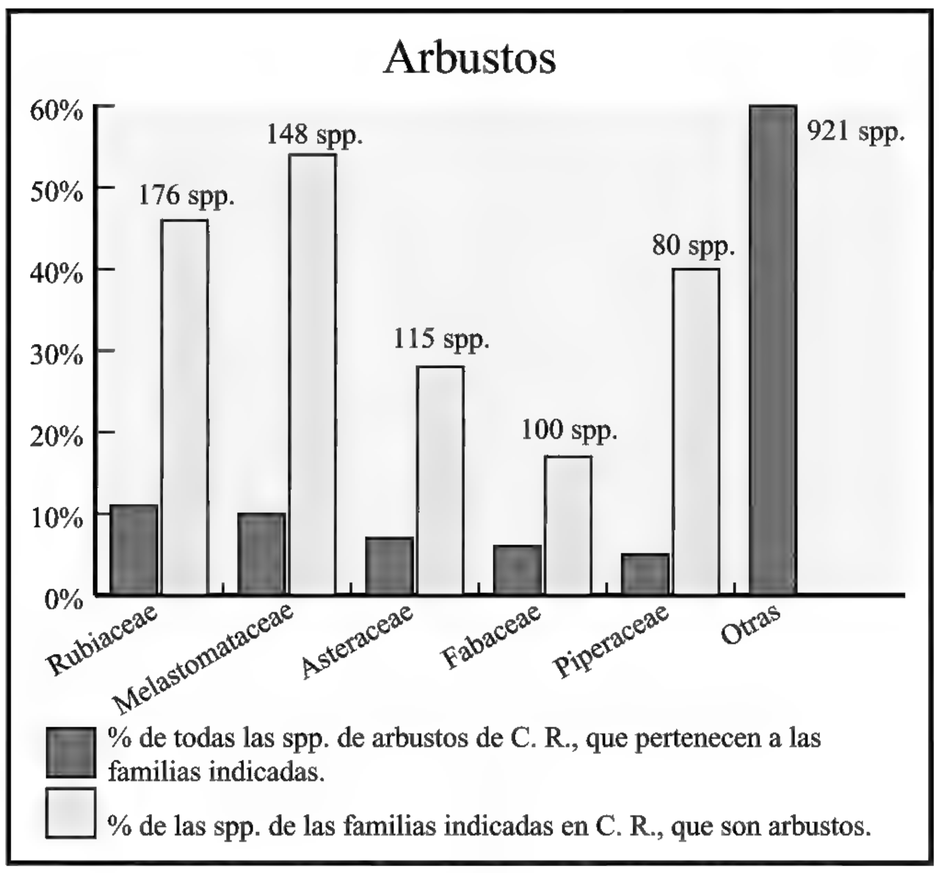
Camiones madereros, Sarapiquí (1983)

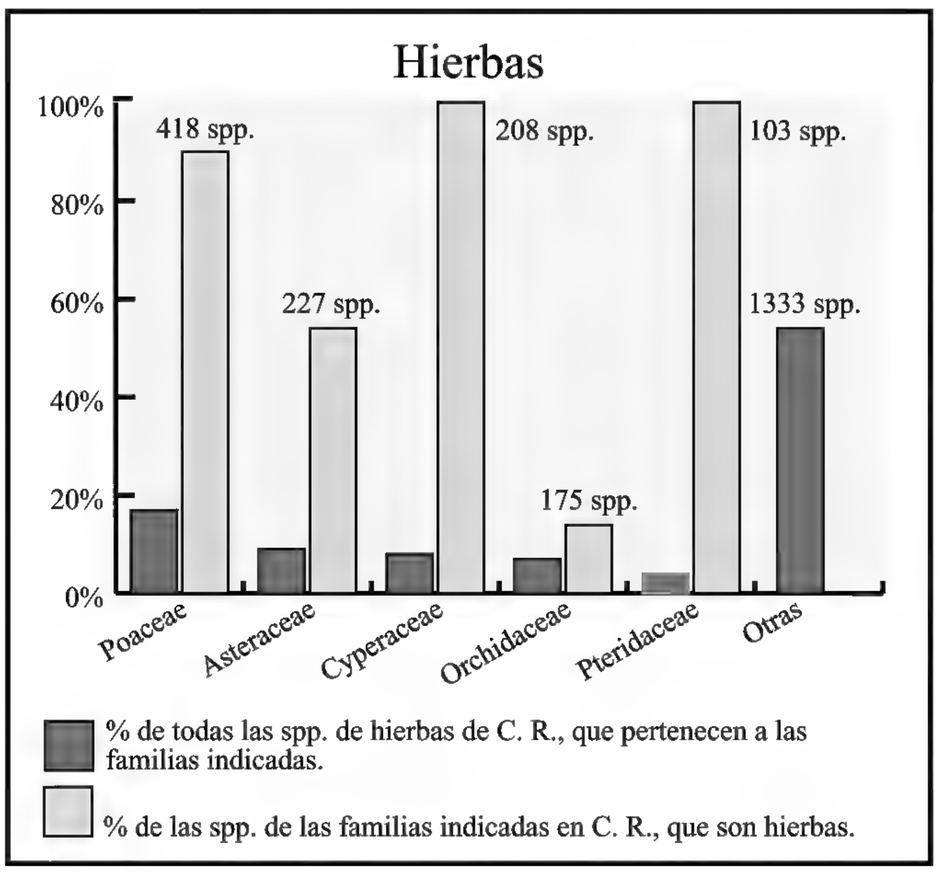
están ahora) durante el período intermedio. Lo que observamos hoy es una continua deforestación de las reservas forestales de la Península de Osa, y básicamente de todas esas otras áreas que sirven de amortiguadoras a los parques nacionales.

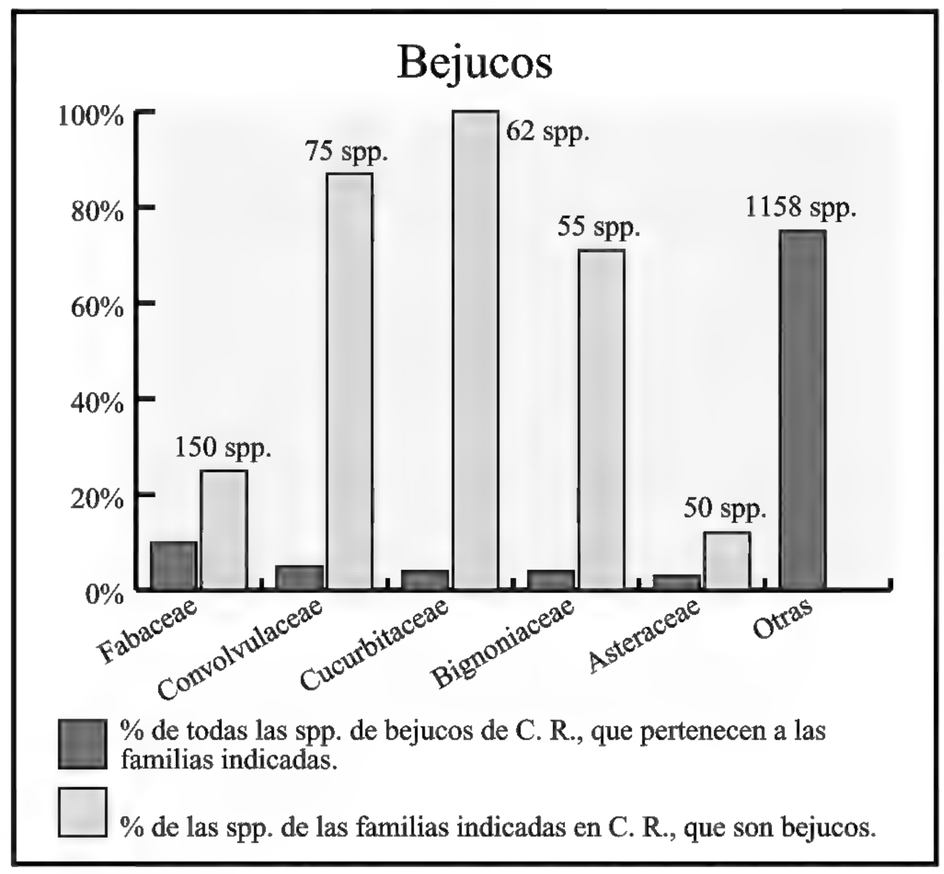
Esta sección de análisis, cuya principal finalidad es presentar de manera sucinta el estado actual de nuestro conocimiento comparado con lo expuesto por el trabajo de Standley, se debe sopesar frente a la dura realidad de una inmensa y continua deforestación. El estado numérico de las especies que exponemos a continuación, aunque basado en datos reales de muestras, sin duda va a cambiar, no sólo porque la exploración y los descubrimientos siguen adelante, sino porque el paisaje de Costa Rica está cambiando.

Aunque existen varias divisiones de Costa Rica en regiones fitogeográficas o climatológicas más detalladas y rigurosas (ver el principio de este capítulo), la división en cuatro zonas (tierra caliente del Caribe, tierra caliente del Pacífico, tierra templada y tierra fría), como hicieron Standley (1937b) y otros autores anteriores, es la más simple y fácil de usar para comparar y analizar la flora (ver también León & Poveda Á., 2000). En este *Manual* seguimos la preferencia de Standley por los rangos de elevación designados por Wercklé (1909), en vez de los de Pittier (1908), de esta manera: tierra caliente = 0–800 m; tierra templada = 800–1500 m; tierra fría = 1500 y más arriba. En Costa Rica, la vegetación entre estas zonas varía, principalmente porque la vertiente del Caribe tiene un clima menos estacional y en general más húmedo que el de la vertiente del Pacífico, y la precipitación (o efectividad del agua ambiental) aumenta con la elevación. Además, se sabe que existe un cambio abrupto en la temperatura y la vegetación en la vertiente pacífica entre 700 m y 900 m (ver Burger, 1995). Este *Manual* contiene más detalles sobre temperatura y precipitación en la sección Clima y tiempo, en el capítulo El ambiente físico, donde nos damos cuenta de que las cuatro zonas en las que hemos dividido el país no son muy homogéneas. Hemos podido constatar que









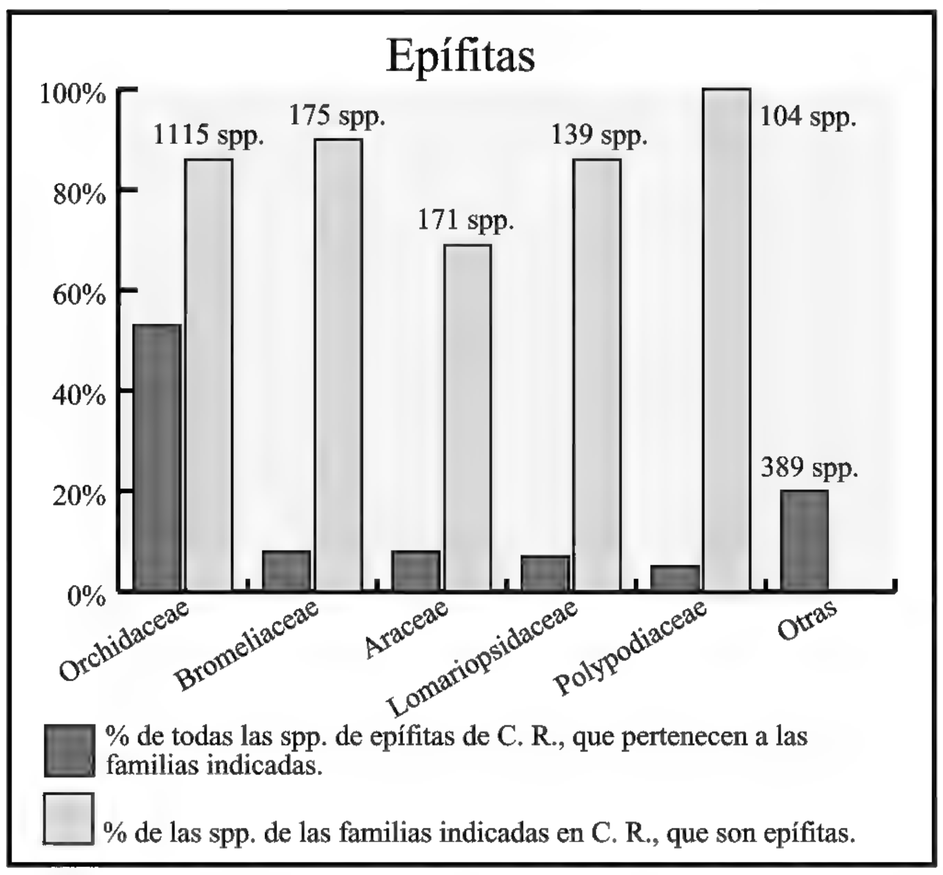


Fig. 3. Families with the largest number of species in five habit categories.

aún dentro de manchas de bosque relativamente pequeñas, como la Estación Biológica La Selva y el Parque Nacional Carara, la regla es la heterogeneidad. Pequeñas diferencias de pendiente, tipo de suelo, la cercanía de ríos y quebradas y la historia reciente de perturbaciones humanas o naturales pueden producir mosaicos muy localizados en la composición de la vegetación.

Nuestro propósito no ha sido mejorar, ni siquiera igualar, la amena presentación que hizo Standley de estas áreas, que leemos casi como si fuera un libro para viajeros. Casi todas sus observaciones siguen siendo válidas, y hemos aceptado la mayoría de los nombres científicos que él menciona. Nuestra meta es solamente caracterizar y comparar la composición florística (taxonómica y según los hábitos) de estas zonas, mediante un análisis relativamente impersonal de los datos.

La presentación de las diferencias florísticas entre estas cuatro regiones se aprecia mejor si vemos un sumario de la flora total. Nuestros cálculos (que fueron estimados al momento de escribir esta introducción y por lo tanto pueden variar con respecto a los datos reales) se basan en los tratamientos del *Manual* y en la base de datos de especímenes del INBio, y muestran un incremento considerable comparado con los publicados por Standley (1938b: 1569) para los mismos grupos con la excepción de helechos, que él no consideró (ver Tabla 3, p. 199).

Se debe notar que del impresionante total de 537 especies de Piperaceae reportado por Standley (más concretamente, por Trelease en Standley), actualmente sólo se reconocen unas 200. Trelease solía reconocer demasiadas especies (hecho de que Standley mismo se dio cuenta; ver Morton, 1963: 18), y la mayor parte de sus nombres hoy día se consideran sinónimos. Si no fuera por esto, los datos de Standley mostrarían las mismas cinco familias como las más diversas, aunque en un orden un poco diferente, con Rubiaceae (251 spp.) justo debajo de Poaceae (ver Tabla 4).

Ignorando la gran cantidad de zacates exóticos que han sido recolectados una o rara vez (y que probablemente no se han naturalizado), vemos que las Poaceae, Asteraceae y Rubiaceae que forman parte del actual paisaje florístico tienen cada una casi el mismo número de especies. Los géneros más diversos de plantas vasculares en Costa Rica son *Epidendrum* (158 spp.), *Pleurothallis* (152 spp.), *Elaphoglossum* (140 spp.), y *Maxillaria* y *Miconia* (ambos con 107 spp.), seguidos de *Peperomia, Piper* y *Psychotria,* cada uno con unas 100 especies. Los helechos y sus aliados, contados juntos, se pare-

Tabla 4. Las familias con más especies ahora vs. Standley.

Manual		**Standley**	
Orchidaceae	1318	Orchidaceae	955
Fabaceae	600	Piperaceae	537
Poaceae	465	Fabaceae	325
Asteraceae	420	Asteraceae	300
Rubiaceae	400	Poaceae	283

focused almost entirely on Guanacaste, as though the central Pacific lowlands and the Osa Peninsula did not exist. Botanically speaking, they did not; exploration of the Osa Peninsula did not really begin until the late 1960s, and only scant collections from the central Pacific lowlands might have been available to Standley. Fortunately, the *Manual* project made a concerted effort to sample the Osa Peninsula; essentially within the time since the beginning of the project, we have witnessed the clearing of much of the peninsula's unprotected parts. Our first trips onto the neck of the peninsula in the mid-1980s were awe-inspiring and botanically treasure-filled journeys along a tunnel-like dirt road into dense and tall tropical wet forest. Now this same road is paved, and with only patches (still treasure-filled) of forest dotting the pastures that allow panoramic views of Golfo Dulce to the south, the Sierpe swamp to the north, and the Talamanca cordillera as a backdrop. We also now have considerable collections from the central Pacific lowlands, because of concentrated efforts in La Cangreja (Acosta, 1998) and Carara (Jiménez M. & Grayum, 2003) National Parks. These areas of the Pacific lowlands, while still influenced by a definite dry season, receive far more rainfall than the Guanacaste lowlands, and some even exceed parts of the Caribbean lowlands for yearly totals. INBio's database presently records 2334 species of vascular plants from the Osa Peninsula, based on 11,319 collections, so current data should show much more floristic similarity between the Pacific and Caribbean lowlands than Standley's observations suggested.

Accustomed to thinking that the very wet tropics are more diverse than the dry tropics, and having in mind the generalization of a wetter Caribbean vs. drier Pacific slope in Costa Rica, we were somewhat surprised that the database showed a total of 6454 species of vascular plants (ca. 52,000 collections) from the Caribbean slope and 7348 species (ca. 67,000 collections) from the Pacific slope. If these estimates are indicative of real differences between the two slopes, the greater heterogeneity of the Pacific slope—at least in rainfall, if not also in soil types—might easily explain the greater number of species. Less interestingly, the differences shown by these numbers may simply reflect the higher density of collecting from the Pacific slope.

As mentioned at the end of the section on Botanical exploration and floristics in Costa Rica, in the History chapter, the vast majority of collection records on the INBio database are (partly by design) from below 1500 m elevation, where it was expected that the greatest numbers of species and therefore new discoveries lay; 80% of the ca. 120,000 numbers are from that broad, low to mid-elevational range (see Fig. 4, p. 209). However, it is also obvious, from a glance at the topographic map of the country (see map on front endpapers), that a much greater amount of surface area in the country lies below 1500 m than above. Even just by chance, one would expect most collections to be from the lower band. With that in mind, the division of the lower elevations (and not the upper) into their Caribbean and Pacific slope components makes sense not only for their more marked climatological differences, but also because the four resulting bands are somewhat more comparable in surface area.

Indeed, it is interesting to note that, even though the greatest number of collections

cen mucho a las orquídeas en términos de diversidad; sus aproximadamente 1100 especies se dividen en grupos casi iguales de epífitas y hierbas terrestres, excepto por unas 40 especies de helechos arborescentes y unas cuantas de bejucos.

La tarea que nos hemos propuesto, de discutir una flora tan compleja como la de Costa Rica, se hace un poco más fácil de lo que fue para los botánicos de otras épocas, porque ahora tenemos bases de datos. La información electrónica de las etiquetas de aproximadamente 120,000 muestras del herbario del INBio (que representan al menos 93% de la flora vascular conocida) constituye una herramienta excelente, y aquí la utilizamos de manera muy sencilla. Estamos en el proceso de clasificar cada especie por su hábito típico, según las siguientes categorías: árbol, arbusto, bejuco, hierba, epífita (incluido hemi-epífitas y parásitos). En este contexto florístico, los árboles y los arbustos se definen según su altura (plantas leñosas ≥ 4 m contra < 4 m, respectivamente). Los bejucos incluyen tanto plantas leñosas como herbáceas, pero las trepadoras adheridas al sustrato por las raíces, como muchas especies de *Asplundia, Monstera* y *Philodendron,* se consideran epífitas, igual que especies de Marcgraviaceae y otras parecidas, aunque pueden tener tallos largos. Los llamados matapalos (*Ficus* spp.), que usualmente terminan como árboles independientes, se cuentan como árboles, mientras las muchas especies epifíticas de *Clusia* que a veces se encuentran como árboles independientes se cuentan como epífitas. Así, al hablar de hierbas, árboles y arbustos nos referimos únicamente a especies típicamente terrestres, no a epífitas. Algunas especies, sobre todo de *Anthurium,* son versátiles y se pueden encontrar tanto como epífitas que como terrestres; en este *Manual* se consideran epífitas, a menos que sólo raramente se conozcan como tales. Asimismo, especies que se encuentran maduras (fértiles) como arbustos y como árboles, las contamos como árboles.

Así analizado, el hábito herbáceo cuenta con el mayor número de especies, seguido por el de epífitas, árboles, bejucos y arbustos (ver Fig. 2). Las cinco familias con más especies de árboles en Costa Rica son (en este orden): Fabaceae, Rubiaceae, Lauraceae, Melastomataceae y Moraceae. Las cinco familias con más especies de arbustos son Rubiaceae, Melastomataceae, Asteraceae, Fabaceae y Piperaceae. Las cinco con más bejucos son Fabaceae, Convolvulaceae, Cucurbitaceae, Bignoniaceae y Asteraceae. Las cinco con más hierbas son Poaceae, Asteraceae, Cyperaceae, Orchidaceae y Pteridaceae. Entre las epífitas, Orchidaceae, Bromeliaceae, Araceae, Lomariopsidaceae y Polypodiaceae son las familias dominantes (ver Fig. 3, p. 205). En términos de géneros, los dos más diversos en cada una de las cinco categorías de hábito se desglosan de la siguiente manera (con el número de especies del hábito especificado entre paréntesis):

Árboles = *Inga* (54), *Ocotea* (45)
Arbustos = *Piper* (80), *Psychotria* (75)
Bejucos = *Passiflora* (47), *Ipomoea* (40)
Hierbas = *Thelypteris* (85), *Cyperus* (58)
Epífitas = *Epidendrum* (158), *Pleurothallis* (152)

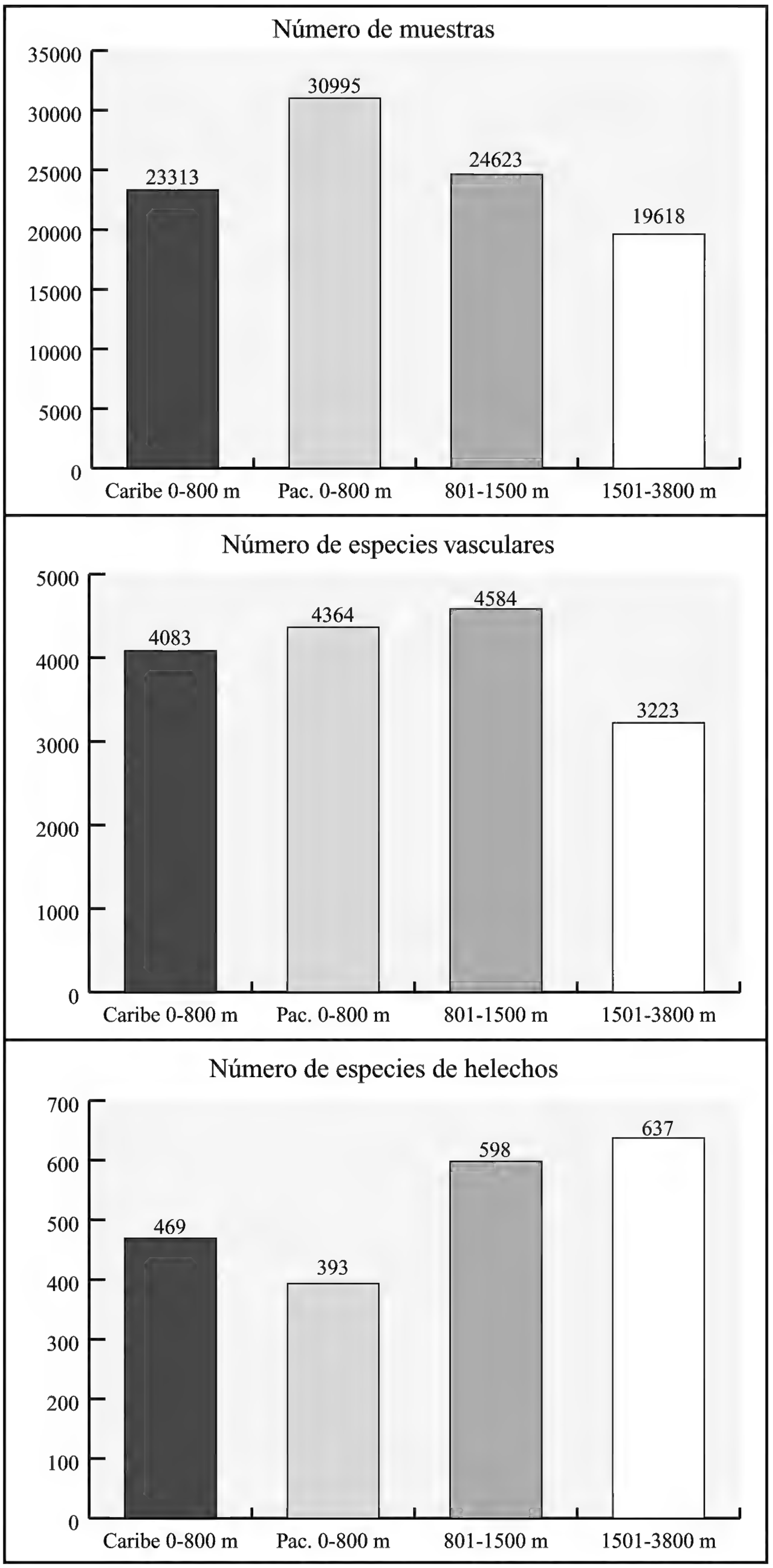


Fig. 4. Current number of specimens and species known from the regions of Standley.

Se puede observar por los gráficos de la Fig. 3 que la diversidad de especies está más parejamente distribuida entre los bejucos, los árboles y los arbustos que entre las epífitas y las hierbas. En los dos últimos grupos, relativamente pocas familias grandes representan mucho de la diversidad, mientras que muchas familias contribuyen significativamente a la diversidad de los tres primeros tipos de hábitos. Esto ocurre especialmente en el caso de las epífitas, donde las cinco familias que encabezan la lista se especializan, en cierto sentido, en ese hábito (ver también Burger, 1985; Gentry & Dodson, 1987). (La Fig. 3 se interpreta según el siguiente ejemplo, de "Epífitas": 1115 especies de Orchidaceae son epífitas, lo cual representa 53% del total de especies de epífitas ["% de todas las spp. de epífitas . . . "], y 86% de las especies de Orchidaceae son epífitas ["% de las spp. de la familia . . . "].)

Una de las principales diferencias estructurales que separan a los bosques húmedos o muy húmedos de la vegetación de las áreas más secas y estacionales (templadas) es no sólo su mayor diversidad de especies, sino (y especialmente) la mayor diversidad y abundancia de epífitas (ver Gentry & Dodson, 1987). Las epífitas constituyen el 22% de toda la flora vascular de Costa Rica. Más de la mitad de las especies de epífitas son orquídeas, mientras que un gran porcentaje del resto lo constituyen los helechos y sus aliados. Juntos, los bejucos y las epífitas, que son formas de vida relativamente raras en climas más severos que el de Costa Rica (Burger, 1985), conforman casi el 40% de la flora de este país. Aunque el hábito que tiene el mayor porcentaje de especies es el de las hierbas terrestres (27%), esa cifra posiblemente esté un poco "inflada" debido al gran número de zacates exóticos que se han reportado sólo una vez. En general, con excepción de las monocotiledóneas de hojas grandes y sobre todo en los bordes y claros del bosque, las hierbas no constituyen una parte muy conspicua del sotobosque. Sin embargo, cuando se tala el bosque, los arbustos y las epífitas ceden inmediatamente ante las hierbas. Esto hace suponer que si pudiéramos hacer un análisis completo de la flora tal y como estaba en la época de Standley, este revelaría menos especies de hierbas que ahora (asumiendo que no hayan cambios en la cobertura de las sabanas naturales y el páramo, donde abundan las hierbas).

Antes de emprender el análisis de la flora costarricense con respecto a la elevación, debe destacarse que las estadísticas que presentamos en los párrafos anteriores y las tablas de resumen de la flora son estimaciones precisas que se basan en la información disponible, incluyendo los manuscritos del *Manual* y diferentes bases de datos. En cambio, el siguiente análisis se basa casi exclusivamente en la base de datos (ATTA) del INBio, cuyos datos de distribución son muy exactos y los registros de especímenes se pueden contabilizar, aunque no todas las especies conocidas del país están representadas. Por este motivo, se notarán algunas diferencias entre estos recuentos totales de especies con los que mencionamos en los párrafos anteriores. Las sumas mencionadas en el texto se sacaron de ATTA en noviembre de 2003, mientras que los gráficos se hicieron en abril de 2001.

La discusión de Standley (1937b) sobre la tierra caliente del Pacífico es notable por

on the ATTA database is from Standley's Pacific tierra caliente, the greatest number of species is recorded from the tierra templada middle elevations (Fig. 4). Although these data are by no means complete, nor based on rigorous statistical sampling, they do bear on discussions concerning the so-called mid-elevation "bulge" in species richness in the tropics (cf., Boyle, 1996; Gentry, 1988). Boyle (1996, and pers. comm.), whose transects counting woody species of ≥ 2.5 cm DBH demonstrate peak diversity between 750 and 1000 m elevation in Costa Rica (Caribbean slope, Braulio Carrillo National Park), has also shown that local diversity (based on rigorous statistical sampling) is strongly correlated with regional diversity (based on simple floristic checklists). Our data on the total vascular flora of Costa Rica, separated into Standley's regions, confirm Boyle's observations, i.e., that the highest diversity is at the middle elevations. However, the ferns and fern allies, counted separately, do not follow the same pattern; instead, they show a gradual increase in diversity upward from tierra caliente to tierra fría. On the other hand, Lellinger (1985) found that in Panama the highest diversity of ferns in montane forests is between 500 and 1500 m (see also Moran, 1995).

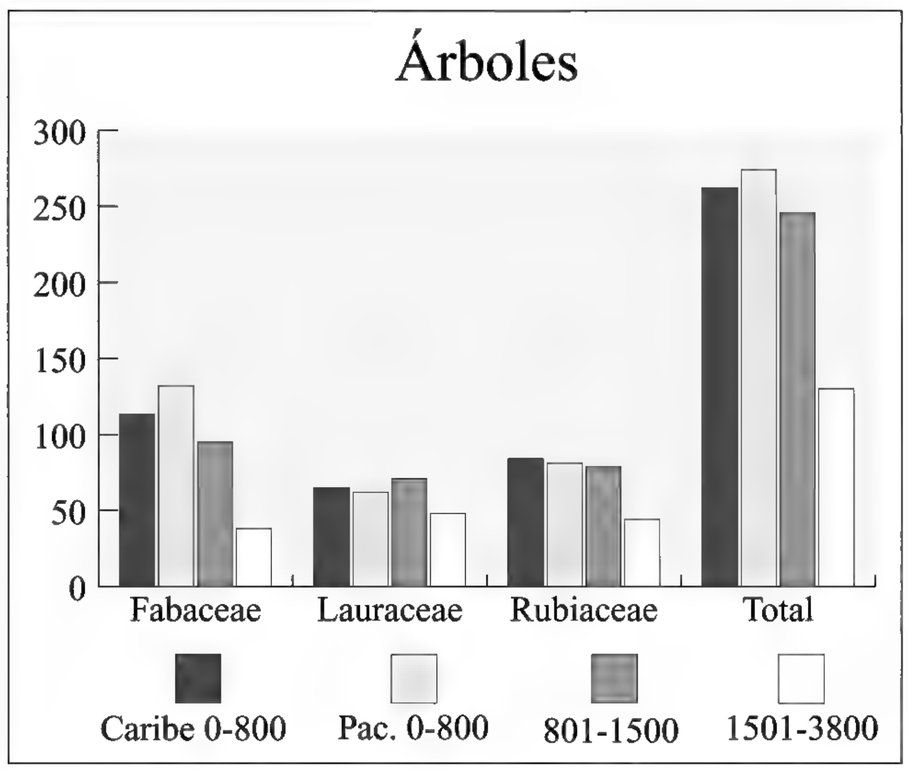
The estimates of habit-type composition of the four regions are shown graphically in Fig. 5 (p. 213). The ATTA database was queried for the number of species/elevational region in the three most diverse plant families in each habit type, as calculated from the total flora, and the number of species/habit type was estimated as the product of the number of species per region and the fraction of the family represented by the habit type in the total flora. For example, the number of epiphytic Orchidaceae in the tierra templada is calculated as 451 (number of orchid species collected in the 800–1500 m band) × 0.86 (percentage of orchid species in the Costa Rican flora that are epiphytes) = 388.

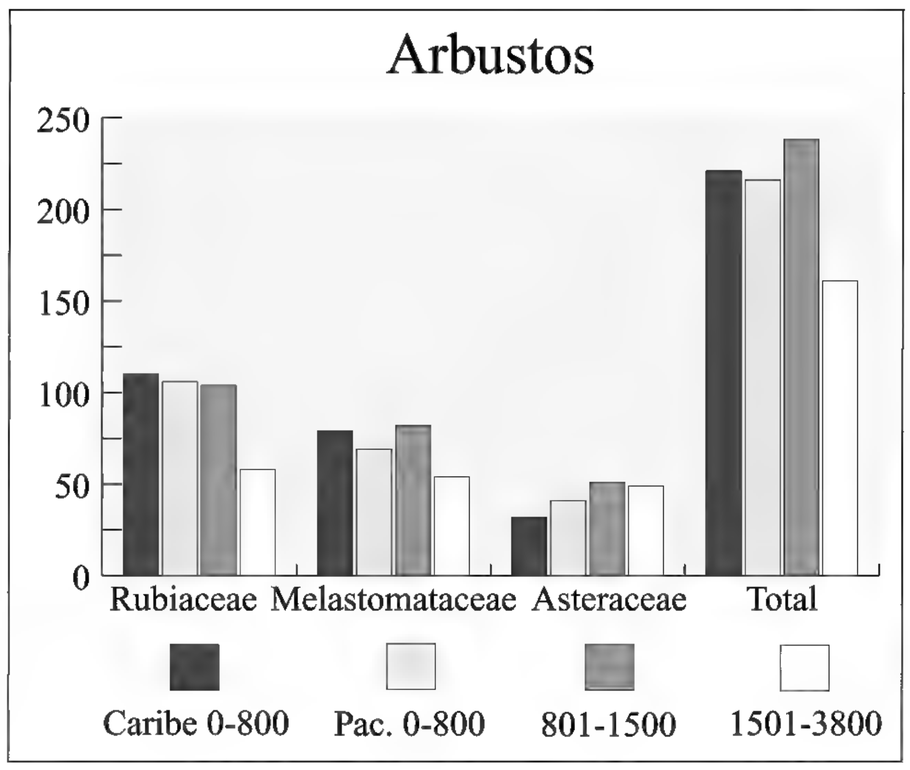
The clearest (and perhaps only) trend suggested by these graphics (Fig. 5) is that epiphyte species richness is greatest in the tierra templada, i.e., the middle elevations. However, Standley (1937b: 22) suggested that the upper limit of this region, on the Pacific slope, is sharply marked by "the line at which trees begin to be heavily infested with orchids, mosses and other epiphytes." He felt that in the tierra templada, epiphytes were "much less diversified than in the tierra fría" (Standley, 1937b: 25). Although our data indicate that the greatest number of species occurs in the tierra templada, again we should point out that the greatest number of collections in the database of the largely epiphytic family Orchidaceae is also from that region. A definite mid-elevation bulge in epiphyte diversity has been noted elsewhere (Gentry & Dodson, 1987), and those same authors stated that epiphyte biomass seemed to be highest at somewhat higher elevations than epiphyte diversity. Thus, given Boyle's studies of trees, shrubs, and lianas showing highest species diversity at middle elevations, the overall diversity of vascular plants is certainly highest in the tierra templada, considering its rich epiphyte flora. For information on theories to explain the bulge (e.g., that a bulge in species diversity somewhere between sea level and the highest peak is the expected or null hypothesis), see Colwell & Hurtt (1994).

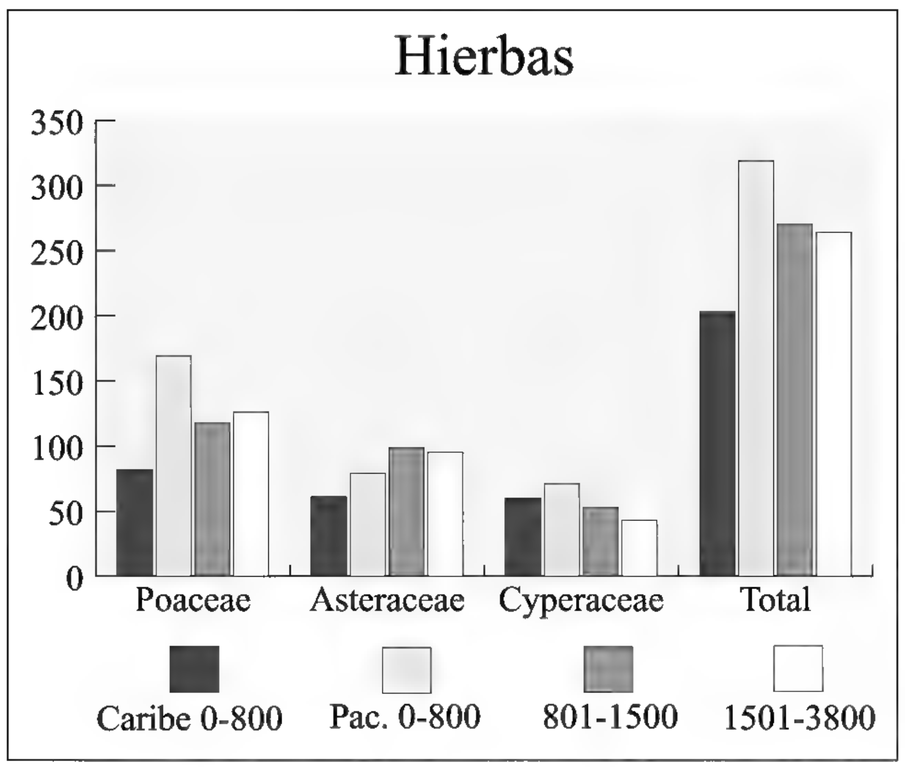
estar centrada casi exclusivamente en Guanacaste, como si no existieran las tierras bajas del Pacífico central ni la Península de Osa. Hablando botánicamente, esa sí era la situación, pues la exploración de la Península de Osa no comenzó realmente sino hasta finales de la década de 1960 y posiblemente Standley no disponía de muchas muestras de las tierras bajas del Pacífico. Afortunadamente, con el proyecto del *Manual* se hizo un esfuerzo concentrado para inventariar la flora de esa península. En el curso del proyecto, observamos una tala devastadora en muchas partes que no están protegidas. Las primeras visitas que hicimos al cuello de la península, a mediados de la década de 1980, fueron giras memorables y botánicamente muy provechosas, por un camino de tierra, como un túnel, a través de un bosque denso y alto del trópico muy húmedo. Hoy en día, ese camino está pavimentado y sólo se ven manchas de bosque (aún ricas, botánicamente hablando), esparcidas en potreros que ofrecen vistas panorámicas del Golfo Dulce al sur, el pantano de Sierpe al norte y la Cordillera de Talamanca como telón de fondo. También hicimos numerosas recolecciones en las tierras bajas del Pacífico central, mediante esfuerzos concentrados en los parques nacionales de La Cangreja (Acosta, 1998) y Carara (Jiménez M. & Grayum, 2002). Estas áreas de las tierras bajas del Pacífico, aunque bajo la influencia de una temporada seca definida, reciben mucho más precipitación que las tierras bajas de Guanacaste, e incluso más (en total por año) que algunas partes de las tierras bajas del Caribe. La base de datos del INBio registra 2334 especies de plantas vasculares de la Península de Osa, de un total de 11,319 muestras. Los datos actuales, por lo tanto, deberían mostrar mucho más afinidades florísticas entre las tierras bajas del Caribe y del Pacífico de lo que sugieren las observaciones de Standley.

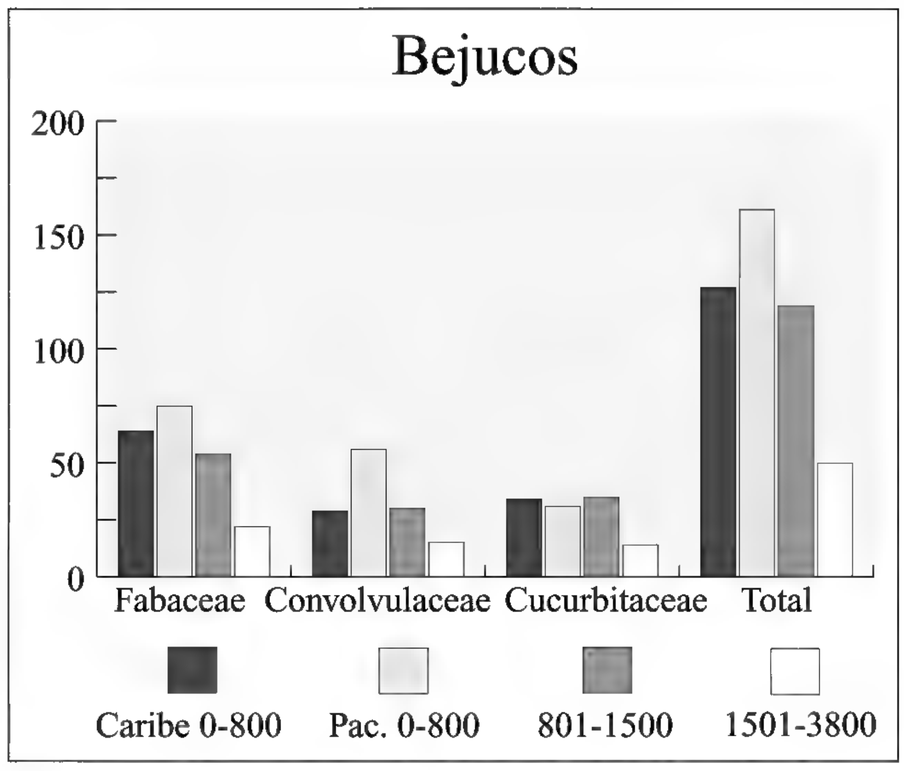
Acostumbrados a pensar que el trópico muy húmedo es más diverso en términos florísticos que el trópico seco, y teniendo en cuenta la idea generalizada en Costa Rica de que la vertiente caribeña es más húmeda que la del Pacífico, nos sorprendió saber que la base de datos del INBio muestra un total de 6454 especies (en ca. 52,000 muestras) de plantas vasculares para la vertiente del Caribe y 7348 especies (en ca. 67,000 muestras) para la del Pacífico. Si estas cifras son indicativas de diferencias reales entre ambas, la mayor heterogeneidad de la vertiente pacífica—al menos en la precipitación y quizás también en los tipos de suelo—podría explicar fácilmente el mayor número de especies que se encuentran en ella. Por otro lado, las diferencias mostradas por estas cifras podrían ser nada más el reflejo de una densidad de muestreo más alta en la vertiente del Pacífico.

Como se indicó al final de la sección sobre La exloración botánica y la florística en Costa Rica, en el capítulo sobre Historia, la gran mayoría de los registros de la base de datos del INBio provienen (en parte a propósito) de altitudes menores a los 1500 m, donde se suponía que se encontraría el mayor número de especies y por lo tanto de elementos nuevos para el país. El 80% de las ca. 120,000 muestras provienen de este rango de elevaciones bajas a medias (ver Fig. 4, p. 209). Sin embargo, con sólo ver un mapa topográfico de Costa Rica resulta obvio que el área de superficie por debajo de los 1500









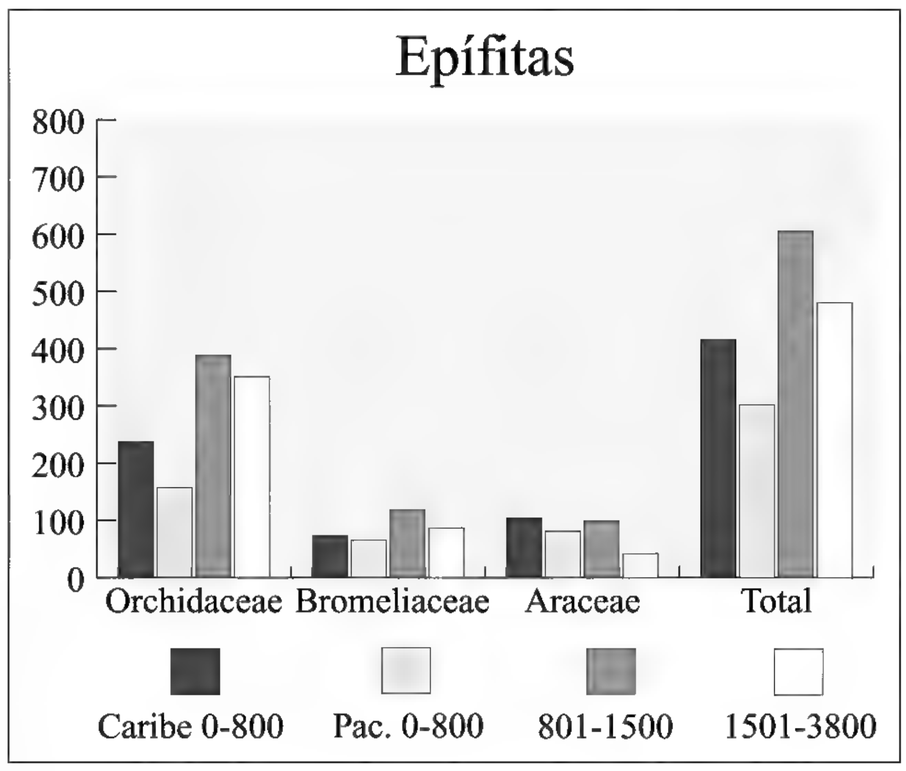


Fig. 5. Approximate numbers of species in the three families with the most species in each of five habit categories in Standley's regions.

m es más extensa que la que está por encima de esa altitud. Así, si las recolecciones se hicieran al azar, esperaríamos una mayor cantidad de muestras de la banda de menor elevación. Tomando en cuenta estas consideraciones, tiene sentido dividir las elevaciones más bajas (en vez de las más altas) en sus vertientes caribe y pacífica, no sólo por las diferencias climatológicas sino también porque las cuatro bandas (o fajas) resultantes son más o menos equivalentes en términos del tamaño de su superficie.

De hecho, es interesante destacar que, aunque el mayor número de muestras de la base de datos ATTA proviene de la tierra caliente del Pacífico de Standley, el mayor número de especies se recolectó en las elevaciones medias de la tierra templada (Fig. 4). Aunque estos datos no son completos ni se basan en muestreos estadísticamente rigurosos, sí son significativos para una discusión sobre el llamado "pandeo" de la diversidad de especies en elevaciones medias del trópico (cf. Boyle, 1996; Gentry, 1988). Boyle (1996, y com. pers.), cuyos transectos de especies leñosas de ≥ 2.5 cm DAP demuestran un pico en la diversidad a los 750–1000 m de elevación en Costa Rica (Parque Nacional Braulio Carrillo, en la vertiente caribeña), también ha demostrado que la diversidad local (con base en un muestreo estadísticamente riguroso) tiene correlación con la diversidad regional (con base en listas florísticas simples). Nuestros datos sobre la flora vascular total de Costa Rica, separada según las regiones definidas por Standley, confirman las observaciones de Boyle, es decir, que la mayor diversidad se encuentra en las elevaciones medias. Sin embargo, los helechos y sus aliados, considerados aparte, no siguen el mismo patrón, ya que su diversidad aumenta gradualmente de abajo hacia arriba en las tierras calientes, templadas y frías. Por otro lado, Lellinger (1985) encontró que en Panamá la mayor diversidad de helechos en bosques montanos ocurre entre los 500–1500 m (ver además Moran, 1995).

Las estimaciones sobre la composición florística de las cuatro regiones según los tipos de hábito se muestran gráficamente en la Fig. 5 (p. 213). El proceso que seguimos en la base de datos ATTA fue buscar el número de especies por región altitudinal para las tres familias de plantas con mayor diversidad en cada tipo de hábito, según la flora total; el número de especies según el tipo de hábito se calculó como el resultado del número de especies por región multiplicado por la fracción de la familia representada por dicho tipo de hábito en la flora total. Por ejemplo, el número de especies de Orchidaceae que son epífitas en la tierra templada se calculó así: 451 (el número de especies de orquídeas recolectadas en la banda 800–1500 m) × 0.86 (el porcentaje de especies de orquídeas de Costa Rica que son epífitas) = 388.

La tendencia más clara (y quizás la única) que sugieren estos gráficos (Fig. 5) es que el mayor número de especies epífitas está en la tierra templada, es decir, en las elevaciones medias. Sin embargo, Standley (1937b: 22) indicó que en la vertiente del Pacífico, el límite superior de esta región está claramente marcado por "la línea donde los árboles empiezan a estar pesadamente plagados de orquídeas, musgos y otras epífitas". Standley (1937b: 25) consideraba que las epífitas de la tierra templada eran "mucho menos diversificadas que en la tierra fría". A pesar de que nuestros datos indican que el

Standley (1937b: 24) commented that at least the shrubby species of *Piper* stand out in the tierra templada region "in greater numbers than at any other level." Our data also suggest a slight bulge in the numbers of shrub species in general at this elevational range, based on the Rubiaceae, Melastomataceae, and Asteraceae collected from between 800 and 1500 m (Fig. 5). In this case, however, the shrub-rich Melastomataceae are represented in the database by more collections from the lowlands than from the upper two belts. The only other pattern suggested by our graphics is a concentration of vine species in the Pacific tierra caliente, with a sharp decline moving up through the tierra templada and tierra fría. While Standley made no observations on the relative diversity of vines among the four regions, he did discuss (only for the tierra caliente regions) the ubiquitous species of "Escalera de mono" (*Bauhinia*), "Bejuco de agua" (Dilleniaceae), Bignoniaceae, *Cissus, Combretum,* Fabaceae, Malpighiaceae, and *Strychnos,* to mention a few. The peak in vine species for the Pacific lowlands is probably related to the greater rainfall seasonality and lower precipitation on that slope; in Gentry & Dodson's (1987) study, the number of liana species was also found to be much higher in dry and moist forest than in wet.

The above graphics and observations are estimates based on only three families per habit type (the ones chosen as most diverse for each habit type, in the total flora). As the database is made more accurate with continued collecting from little-explored regions, and as we complete the marking of the species as to habit type, we will be able to make more robust observations about the distribution of species and their habit types. In this way, different patterns may result. Especially, once precipitation and soil types can be queried in the database, we expect many interesting patterns to be revealed. Knowledge of the Costa Rican flora continues to grow, as can be seen in Tables 1 (p. 92) and 5 (below), and the country now has a very significant number of herbarium specimens (approximately 450,000) in the five herbaria registered with *Index herbariorum* (Holmgren et al., 1990; **http://www.nybg.org/bsci/ih/**).

Table 5. Current summary of all Costa Rican vascular plants.

	Dicotiledóneas	**Monocotiledóneas**	**Gimnospermas**	**Pteridofitas**	**Total**
Familias	177	45	5	28	*255
Géneros	1378	515	6	124	2023
Especies	5250	2986	13	1112	9361

*Includes ca. 15 families of non-native species, naturalized or commercially cultivated.

mayor número de especies se encuentra en la tierra templada, debemos recalcar que el mayor número de recolecciones de la familia Orchidaceae, constituida principalmente por epífitas, también corresponde a la tierra templada. En otras partes se ha registrado un pico determinado en la diversidad de las epífitas en elevaciones medias (Gentry & Dodson, 1987); estos mismos autores indicaron que la mayor biomasa de epífitas parece encontrarse en elevaciones un poco más arriba de donde se encuentra su mayor diversidad. Por lo tanto, dados los estudios de Boyle que muestran una mayor diversidad de especies de árboles, arbustos y bejucos leñosos en las elevaciones medias, entonces la diversidad total de la flora vascular es ciertamente mayor en la tierra templada, teniendo en cuenta la riqueza de su flora epifítica. Para mayor información sobre teorías que expliquen este pico (p. ej., que es de esperar por lógica), ver Colwell & Hurtt (1994).

Standley (1937b: 24) comentó que por lo menos las especies arbustivas de *Piper* se destacan en la tierra templada "en números mayores que en cualquier otro nivel". Nuestros datos también indican un leve pico en el número de especies de arbustos en general en esta banda de elevación, con base en las Rubiaceae, Melastomataceae y Asteraceae recolectadas entre los 800 y 1500 m (Fig. 5). Sin embargo, en este caso hay más muestras de Melastomataceae (familia muy rica en arbustos) de las tierras bajas registradas en la base de datos que de las dos fajas superiores. El otro patrón sugerido por nuestros gráficos es una concentración de especies de bejucos en la tierra caliente del Pacífico, que se reducen sustancialmente al subir hacia las tierras templadas y frías. Aunque Standley no hizo observaciones sobre la relativa diversidad de los bejucos entre las cuatro regiones en que dividió el país, sí mencionó (sólo para las regiones de tierra caliente) ubicuas especies de "Escalera de mono" (*Bauhinia*), "Bejuco de agua" (Dilleniaceae), Bignoniaceae, *Cissus, Combretum,* Fabaceae, Malpighiaceae y *Strychnos,* para mencionar sólo algunas. El pico registrado en las especies de bejucos para las tierras bajas del Pacífico probablemente tiene relación con la mayor estacionalidad y la menor precipitación en esta vertiente. En el estudio de Gentry y Dodson (1987), el número de especies de bejucos leñosos también resultó mucho mayor en los bosques secos y húmedos que en los muy húmedos.

Los gráficos y las observaciones que presentamos son estimaciones basadas en sólo tres familias por tipo de hábito (las que fueron seleccionadas como más diversas en un determinado tipo de hábito, en la flora total). Conforme la base de datos del INBio se amplíe con más muestras de lugares poco explorados y se actualicen los tipos de hábito de las diferentes especies, podremos hacer observaciones más exactas sobre su distribución. Es posible que de esta manera se verán patrones diferentes. Sobre todo, cuando podamos combinar los datos sobre precipitación y tipos de suelo a la hora de efectuar búsquedas en la base de datos, se espera que muchos patrones interesantes se revelarán. El conocimiento de la flora de Costa Rica es cada vez mayor, como se muestra en las tablas 1 (p. 92) y 5 (p. 215), y el país cuenta ya con un significativo número de especímenes (alrededor de 450,000) en los cinco herbarios registrados con *Index herbariorum* (Holmgren et al., 1990; **http://www.nybg.org/bsci/ih/**).

Novedades/ Novelties

N. Zamora, B. E. Hammel & M. H. Grayum

Perspectiva general

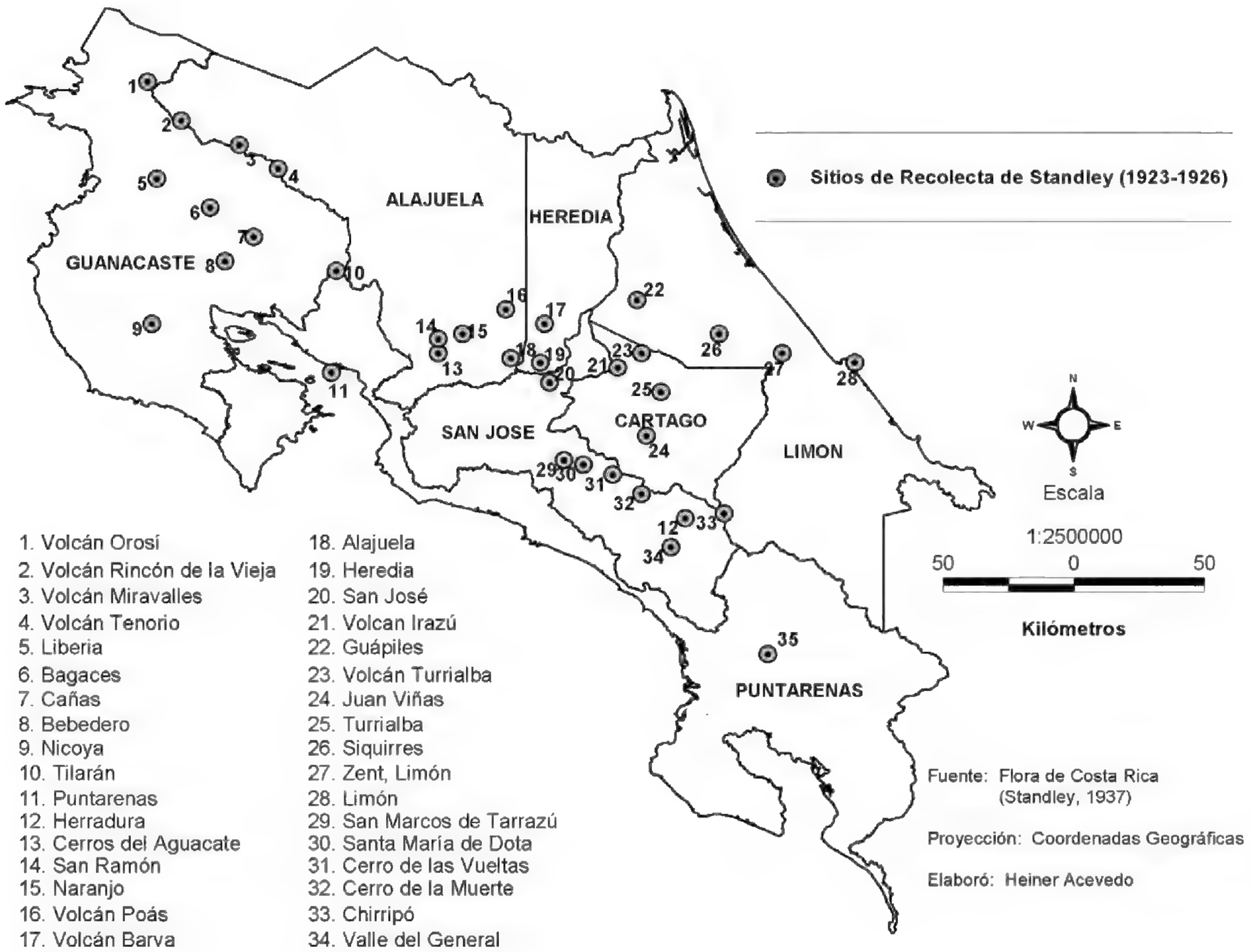
La evolución del estado de nuestro conocimiento de la flora de Costa Rica a lo largo de unos 114 años, con base en solamente el número total de especies reportadas, se muestra en Tabla 1 y Fig. 1 del capítulo de Vegetación. Además, si analizamos el aporte hecho en la época de Standley (1937b), vemos una contribución significativa y creciente, que recoge el trabajo de exploración botánica de unas 35 localidades (ver Mapa 1).

Overview

The evolution of our state of knowledge of the Costa Rican flora over the course of ca. 114 years, based solely on the total number of species recorded at various times, is shown in Table 1 and Fig. 1, in the Vegetation chapter. If we analyze the work done during Standley's (1937b) time, we can already see a significant and growing contribution stemming from the botanical exploration of some 35 localities (see Map 1).

Después del trabajo de Standley, muchas otras personas han contribuido (ver el capítulo de Historia) al estado del conocimiento actual, y se han explorado aproximadamente 12,000 localidades (ver Mapa 2). Sin embargo, la actividad de inventario y trabajo taxonómico-sistemático ha sido más intensa en los últimos 15 años. Esta actividad reciente representa una larga trayectoria de cooperación entre el Instituto Nacional de Biodiversidad, el Jardín Botánico de Missouri, el Museo Nacional de Costa Rica y la comunidad de especialistas nacionales y de otros países. Este esfuerzo de los últimos años ha permitido sumar por lo menos 950 especies, tanto nuevas para la ciencia como nuevos registros para la flora del país, lo cual representa aproximadamente el 40% de las 2164 especies agregadas a la flora después del trabajo de Standley (1937b–1938b).

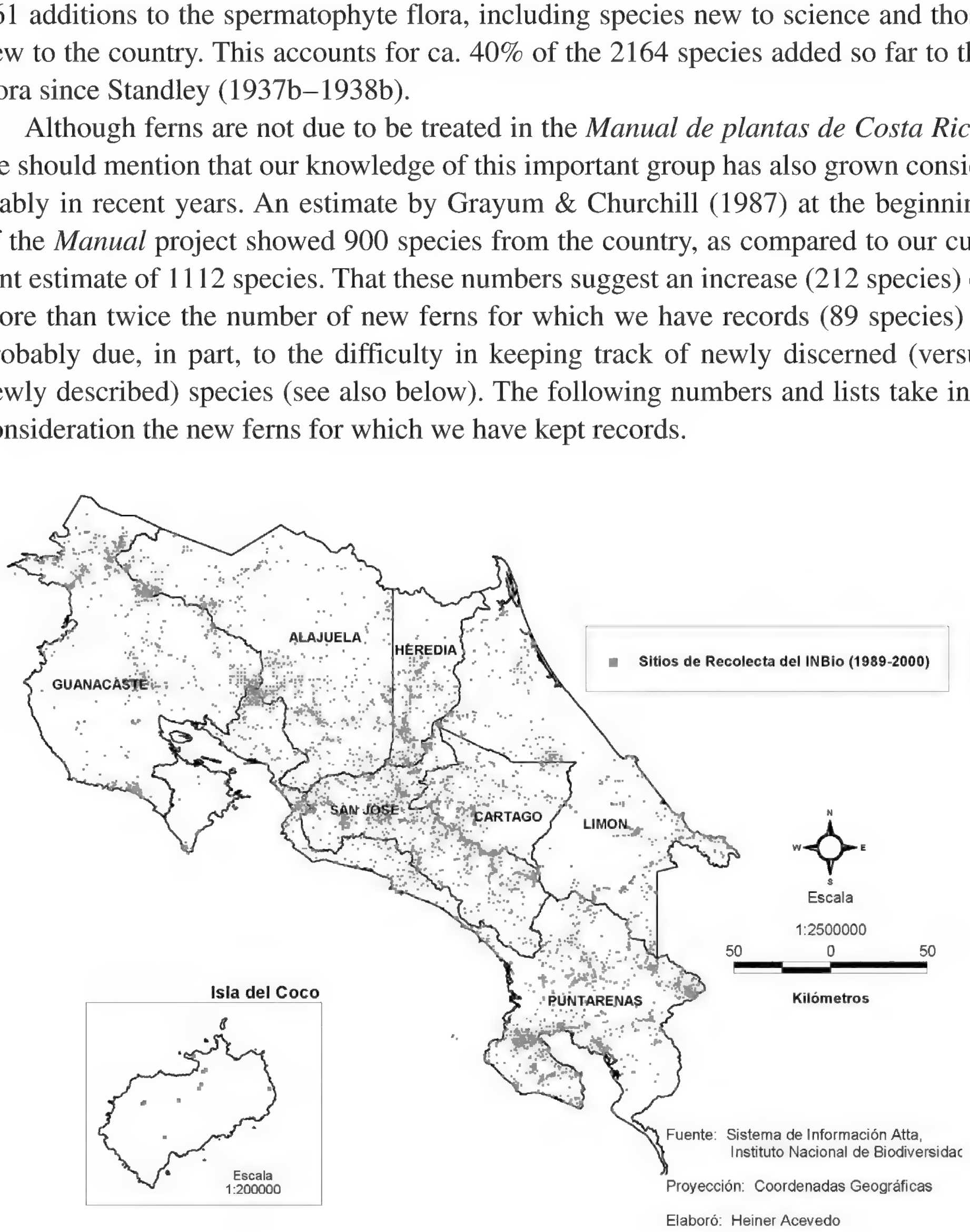
Aunque no se pretende tratar los helechos en el *Manual de plantas de Costa Rica,* debemos mencionar que nuestro conocimiento de este importante grupo de plantas también ha ido creciendo bastante en los últimos años. Un cálculo por Grayum & Churchill (1987) a principios del proyecto del *Manual* indicó 900 especies para el país, comparado con la lista actual de 1112 especies. El hecho de que estos números implican un aumento (212 especies) más que el doble de especies nuevas al país que hemos contabilizado por otro lado (89 especies) probablemente se debe a lo difícil de llevar cuenta de reportes nuevos (comparado con especies recientemente publicadas; ver tam-



Mapa 1

Since Standley, many others have contributed to our current floristic knowledge of the country (see the chapter on History), and some 12,000 localities have been botanized (see Map 2). Nevertheless, botanical exploration and taxonomic/systematic activity have been particularly intense during the last 15 years. This recent activity is largely due to a long-standing collaboration among the Instituto Nacional de Biodiversidad, the Missouri Botanical Garden, the Museo Nacional of Costa Rica, and the community of local and international specialists. The effort has resulted in at least 861 additions to the spermatophyte flora, including species new to science and those new to the country. This accounts for ca. 40% of the 2164 species added so far to the flora since Standley (1937b–1938b).

Although ferns are not due to be treated in the *Manual de plantas de Costa Rica,* we should mention that our knowledge of this important group has also grown considerably in recent years. An estimate by Grayum & Churchill (1987) at the beginning of the *Manual* project showed 900 species from the country, as compared to our current estimate of 1112 species. That these numbers suggest an increase (212 species) of more than twice the number of new ferns for which we have records (89 species) is probably due, in part, to the difficulty in keeping track of newly discerned (versus newly described) species (see also below). The following numbers and lists take into consideration the new ferns for which we have kept records.



Map 2

bién más adelante). Los números y listas que siguen toman en cuenta los helechos nuevos de que sabemos.

Según nuestros datos, parecería que hemos encontrado muchas más especies nuevas (590) que registros nuevos (361) de plantas vasculares en los años recientes. En Orchidaceae, p. ej., la diferencia es fenomenal: sólo sabemos de unas siete especies reportadas como nuevos registros, mientras que hay un total de 208 especies nuevas a partir de 1993. Vale la pena preguntarse si esto se debe a razones biológicas o está sólo en la mente de los taxónomos de orquídeas. Sin embargo, también en familias arbóreas de difícil recolección, se observa la misma tendencia: p. ej., en Lauraceae 33 nuevas especies han sido publicadas recientemente, pero sólo siete nuevos registros. Es posible que en una flora tropical se estén percibiendo más especies nuevas que reportes nuevos (especialmente en grupos grandes con mucho endemismo) a razón de lo inexplorado del territorio, y lo difícil o imposible de un conocimiento suficientemente global. Lo cierto es que ha sido relativamente fácil llevar la cuenta de las especies nuevas publicadas, pero por lo general los reportes nuevos no se publican, y los especialistas en cada familia no nos mantienen informados. Por lo tanto, deben haber muchos reportes nuevos, a razón de recolecciones de los últimos años, que se nos han escapado. En fin, el conocimiento creciente de algunas familias se debe en buena parte a la presencia y actividad permanente de especialistas, a la diversidad de las familias y a la intensidad taxonómica que hubo en el pasado; esto último parece ilustrarlo muy claramente en Costa Rica la familia Piperaceae, la cual fue intensivamente estudiada durante el primer tercio del siglo pasado (cf. Trelease, 1929). William Burger (1988), tras 15 años de trabajo con la flora de Costa Rica, se enteró de solamente dos especies nuevas del género *Piper;* de igual forma, en los 15 años desde las observaciones de Burger, sólo hemos documentado cuatro especies nuevas y cuatro nuevos registros.

Vale la pena resaltar que del total de estos registros nuevos para el país (361), cerca de 20 son arbustos y 119 son árboles, representando ambos el 38% de esta categoría. De manera similar, del total de especies nuevas para el país (590), cerca de 53 son arbustos y 126 son árboles, representando juntos ca. 30% de esta categoría. Se podría asumir que este porcentaje significativo de especies arbóreas ha sido la razón de un fuerte interés, en los últimos años, por estudiar mejor este grupo de plantas de difícil recolección. Sin embargo, el promedio de ca. 33% de especies leñosas entre las 950 especies adicionales del país es prácticamente la misma fracción (35%) de árboles y arbustos en la flora total (ver Fig. 2, en el capítulo sobre Vegetación). Aparentemente, nuestros esfuerzos han sido más o menos iguales con respecto al tipo de hábito.

De esas ca. 950 nuevas adiciones desde que se inició el proyecto del *Manual,* algunas son notables y merecen ser destacadas. Una especie de árbol, *Ticodendron incognitum,* aparentemente fue recolectada (infértil) por primera vez en Costa Rica a principios de la década de 1900 por Carlos Wercklé (ver Historia), y muy esporádicamente hasta los mediados del siglo XX (pero curiosamente no por Standley). Finalmente, fue recolectada en estado fértil y reconocida como algo de gran interés por botánicos cos-

According to our records, it would seem that many more new species (590) than new country records (361) of vascular plants have been found in recent times. In the Orchidaceae, e.g., the difference is phenomenal: we can account for only about seven new country records, whereas 208 new species have been described from Costa Rica since 1993. One may wonder whether this is a function of biology or of orchid taxonomists. Nevertheless, in arborescent families, more difficult to collect, the same phenomenon is apparent: e.g., 33 new species of Lauraceae have been published recently, but only seven new records. It may well be that, in a tropical flora, more new species than new records are being discerned (especially in large groups with lots of endemism) because of a previous lack of exploration and because a sufficiently global knowledge is difficult or impossible. On the other hand, while it has been relatively easy to keep an accurate count of new species published, new country records usually are not published and, generally speaking, our specialists have not kept us informed. Thus, our count of recent new records is undoubtedly an underestimate. In the end, these increments to the flora depend, logically, upon the presence and activity of specialists, the diversity of the particular family, and the intensity of past study. This last point can be illustrated by the family Piperaceae, which was intensively studied for Costa Rica early in the last century (cf., Trelease, 1929). William Burger (1988), after 15 years of work with the Costa Rican flora, commented on the paucity of new species (only two) of *Piper* found during the ensuing years. Likewise, in the 15 years that have elapsed since Burger's observation, we have documented only four new species of *Piper* and four new country records.

It is worth pointing out that, of the total of 361 new records for the country, about 20 are shrubs and 119 are trees, the woody species together representing 38% of the new records. Similarly, of the total of 590 new species, ca. 53 are shrubs and 126 trees, representing ca. 30% of the total. One might assume that this significant percentage of arborescent species was due to a strong effort, over these years, to concentrate on this group of plants difficult to collect. However, the ca. 33% of the total 950 additions to the flora that are woody is practically the same fraction (35%) of trees and shrubs we have calculated for the total flora (see Fig. 2, in the chapter on Vegetation), so our efforts have apparently been more or less equal with respect to habit types.

Among these 950 new species and country records brought to light during the course of the *Manual* project, several are notable enough to repeat here. One particular tree species, *Ticodendron incognitum,* was first collected (sterile) in Costa Rica in the early 1900s by Carlos Wercklé (see History), and sporadically on through the middle of the 20th century (though apparently not by Standley). It was finally collected in fertile condition, and seen to be of real interest, by Costa Rican botanists at the Museo Nacional in the 1970s (see Hammel & Burger, 1991). Its "Tico" (diminutive for Costa Rican) elucidators first described it as a new genus and species of "Hamamelidean affinities" (Gómez-Laurito & Gómez P., 1989: 1151) and later as a new family of flowering plants, Ticodendraceae (Gómez-Laurito & Gómez P., 1991).

tarricenses del Museo Nacional de Costa Rica en la década de 1970 (ver Hammel & Burger, 1991). Los botánicos nacionales lo describieron como un género y una especie nuevos y con "afinidades con los Hamamelidales" (Gómez-Laurito & Gómez P., 1989: 1151), y luego le asignaron su propia familia nueva de angiospermas, Ticodendraceae (Gómez-Laurito & Gómez P., 1991). Esta familia de los bosques nubosos, hermana de Betulaceae (Kato et al., 1998), parece ser la única endémica de Mesoamérica, donde ahora se conoce del sur de México hasta Panamá.

Ticodendron incognitum

En los últimos 12 años, se han descrito de Costa Rica al menos tres géneros nuevos para la ciencia: *Gamanthera, Povedadaphne* y *Ruptiliocarpon.* Los dos primeros (monotípicos y endémicos de este país) pertenecen a la familia Lauraceae, de taxonomía difícil y de cuyas 128 especies en Costa Rica, 30 se describieron durante este período (ver Burger & van der Werff, 1990; González, manuscrito). El género *Ruptiliocarpon* es un árbol a menudo grande, común en la Península de Osa y la región de Golfito; sin embargo, no se ha encontrado ninguna muestra recolectada en Costa Rica antes de 1984. Después de que especialistas en el orden Sapindales (al cual pensábamos que podría pertenecer nuestra planta cuando aún nos era desconocida y no tenía nombre) rechazaron la propuesta de ubicarla en ese orden, por casualidad encontramos descripciones de *Lepidobotrys,* un género africano de una sola especie, bastante parecido como para hacernos describir nuestra planta como un género y especie nuevos en la familia Lepidobotryaceae (Hammel & Zamora, 1993).

Los nuevos registros de táxones conocidos son a menudo tanto o más interesantes e informativas que los táxones nuevos para la ciencia. En estos últimos años se elucidaron especies de cuatro familias nuevas para Costa Rica: Canellaceae (*Pleodendron*), Droseraceae (*Drosera*), Linaceae (*Linum*) y Santalaceae (*Acanthosyris*). Según nuestro análisis, en el transcurso del proyecto del *Manual* se han registrado como nuevos para el país más que 120 géneros adicionales, distribuidos en 60 familias (ver Tabla 6). La mayoría de estos nuevos registros son de géneros conocidos previamente del sur de Costa Rica, pero no del norte, p. ej., *Acanthosyris, Actinostemon, Allosanthus, Aparisthmium, Caryodaphnopsis, Chromolucuma, Cryptocarya, Dicella, Newtonia, Parabignonia, Parinari, Pterozonium, Stephanopodium, Tachia, Tapura* y *Williamodendron* son (o eran) disyuntos desde Colombia o más al sur. Otros son notables por ser disyuntos desde por lo menos tan al norte como Belice, p. ej., *Amelanchier, Bouvardia, Chiangiodendron, Deherainia, Hintonia, Nyssa, Oecopetalum, Recchia* y *Tetranema*. Con

This cloud-forest taxon, sister to Betulaceae (Kato et al., 1998), appears to be the only family of flowering plants endemic to Mesoamerica, where it is now known from southern Mexico to Panama.

Ruptiliocarpon caracolito
Photo by Reinaldo Aguilar

At least three other new genera based on new discoveries (rather than taxonomic/nomenclatural realignments) have been described from Costa Rica during the last 12 years: *Gamanthera, Povedadaphne,* and *Ruptiliocarpon.* The first two genera (both monotypic, rare, and endemic to Costa Rica) belong to the taxonomically difficult Lauraceae, of which 30 species (of 128 total in Costa Rica) were described in this period (cf. Burger & van der Werff, 1990; González, manuscript). *Ruptiliocarpon* is a sometimes large tree, quite common on the Osa Peninsula and in the Golfito region; nevertheless, no specimens collected in Costa Rica before 1984 have been found. Our material was originally thought to belong to the order Sapindales, but was ultimately rejected by all *Manual* specialists working on families of that order. Luckily, we chanced upon descriptions of *Lepidobotrys,* an African genus of just one species, remarkably and sufficiently similar to identify our plant as a new genus and species in the Lepidobotryaceae (Hammel & Zamora, 1993).

New records of known taxa are often virtually as interesting and informative as taxa new to science. Native species of four additional new families for Costa Rica have been brought to light during recent years: Canellaceae (*Pleodendron*), Droseraceae (*Drosera*), Linaceae (*Linum*), and Santalaceae (*Acanthosyris*). More than 120 other genera (included in 60 families) have been recorded as new to the country during the *Manual* project (see Table 6). Most of these new records are of genera previously known from south of Costa Rica, but not from the north. *Acanthosyris, Actinostemon, Allosanthus, Aparisthmium, Caryodaphnopsis, Chromolucuma, Cryptocarya, Dicella, Newtonia, Parabignonia, Pari-*

Acanthosyris annonagustata

Tabla 6. Géneros reportados como nuevos a Costa Rica durante los últimos 15 años.

Acanthaceae	*Chileranthemum*
Annonaceae	*Cremastosperma, Oxandra, Porcelia*
Apiaceae	*Donnellsmithia*
Apocynaceae	*Macoubea, Macropharynx, Stenosolen*
Araceae	*Caladium, Chlorospatha*
Arecaceae	*Acoelorraphe, Aiphanes, Colpothrinax, Sabal*
Asclepiadaceae	*Metalepis*
Asteraceae	*Campuloclinium, Ichthyothere, Pacourina, Roldana, Sciadocephala*
Bignoniaceae	*Parabignonia*
Boraginaceae	*Rochefortia*
Brassicaceae	*Diplotaxis, Draba, Pennellia*
Burseraceae	*Dacryodes*
Canellaceae	*Pleodendron*
Capparaceae	*Steriphoma*
Celastraceae	*Elaeodendron, Gymnosporia, Wimmeria*
Combretaceae	*Buchenavia*
Convolvulaceae	*Itzaea*
Cornaceae	*Nyssa*
Crassulaceae	*Crassula*
Cyperaceae	*Remirea, Websteria*
Chrysobalanaceae	*Parinari*
Dichapetalaceae	*Stephanopodium, Tapura*
Droseraceae	*Drosera*
Elatinaceae	*Bergia*
Ericaceae	*Didonica, Lateropora*
Euphorbiaceae	*Actinostemon, Adenophaedra, Amanoa, Aparisthmium, Astrocasia, Caryodendron, Cleidion, Gymnanthes, Sagotia*
Fabaceae	*Apoplanesia, Lecointea, Lennea, Newtonia, Paramachaerium, Styphnolobium*
Flacourtiaceae	*Chiangiodendron*
Gentianaceae	*Tachia*
Gesneriaceae	*Cremosperma, Nautilocalyx, Reldia*
Hippocrateaceae	*Anthodon, Peritassa, Prionostemma*
Icacinaceae	*Casimirella, Dendrobangia, Discophora, Mappia, Metteniusa, Oecopetalum*
Lauraceae	*Caryodaphnopsis, Cassytha, Cryptocarya, Endlicheria, Williamodendron*
Lemnaceae	*Wolffiella*
Lentibulariaceae	*Pinguicula*
Linaceae	*Linum*
Loasaceae	*Mentzelia*
Loganiaceae	*Plocosperma*
Loranthaceae	*Panamanthus*
Malpighiaceae	*Dicella*
Malvaceae	*Bakeridesia*
Melastomataceae	*Monolena*
Menispermaceae	*Curarea*
Myrtaceae	*Marlierea*
Ochnaceae	*Elvasia*
Orchidaceae	*Acrorchis, Oeceoclades, Warreopsis*
Oxalidaceae	*Biophytum*
Phytolaccaceae	*Seguieria*
Poaceae	*Neurolepis*
Pteridaceae	*Pterozonium*
Rhamnaceae	*Krugiodendron*
Rosaceae	*Amelanchier*
Rubiaceae	*Agouticarpa, Allenanthus, Bathysa, Hintonia, Joosia, Malanea, Pittoniotis, Sipanea*
Rutaceae	*Decazyx, Lubaria, Raputia*
Santalaceae	*Acanthosyris*
Sapindaceae	*Allosanthus, Thinouia*
Sapotaceae	*Chromolucuma, Elaeoluma, Pradosia, Sarcaulus*
Scrophulariaceae	*Alectra, Micranthemum, Tetranema*
Simaroubaceae	*Picrasma, Recchia*
Staphyleaceae	*Huertea*
Theophrastaceae	*Deherainia*
Thymelaeaceae	*Schoenobiblus*
Tiliacaeae	*Christiana*
Urticaceae	*Discocnide*
Violaceae	*Fusispermum*

nari, Pterozonium, Stephanopodium, Tachia, Tapura, and *Williamodendron* are (or were) disjunct from Colombia or further south. Several genera are notable for being disjunct from at least as far north as Belize, e.g., *Amelanchier, Bouvardia, Chiangiodendron, Deherainia, Hintonia, Nyssa, Oecopetalum, Recchia,* and *Tetranema.* Except for the one species (*N. talamancana*) endemic to the Costa Rican and Panamanian Talamancas, *Nyssa* is otherwise known only from northern Mexico, the southeastern United States, and Southeast Asia. A few families (Canellaceae, Lepidobotryaceae) and genera (*Apoplanesia, Bakeridesia, Crassula, Dacryodes, Pennellia, Rochefortia*) are remarkable for their disjunct distributions both far to the north (or east) and far to the south.

These few examples, taken only from recent discoveries, mirror the complex origins of the total flora (see Origin of the flora, in the chapter on Vegetation). Costa Rica's oft-emphasized great biodiversity (even by the standards of tropical forests) must certainly be due not only to its diverse topography, climate, and soils, but also to its complex history and origin. For further discussion and bibliography on factors theorized to contribute to species richness in general, see Rosenzweig (1995), and for Costa Rica specifically, Burger (1985, 1995).

Detailed account by regions

The following discussions of the localities where recent Costa Rican plant discoveries have been made, more or less with reference to the floristic or botanical regions already mentioned, help indicate the floristic diversity and origin of each of the regions. The species listed serve to complement and reiterate the proposed characterizations of these regions (see chapter on Vegetation). Those marked with an asterisk (*) are endemic to Costa Rica.

Major mountain ranges (cordilleras)

A large part (60% or more) of the additions to the flora over the last 15 years has resulted from exploration of the cordilleras, where the majority of endemic species are also concentrated. The Cordilleras de Guanacaste, de Tilarán, and de Talamanca, especially, have been studied more or less continuously, with the Cordillera de Talamanca contributing the greatest number of new records.

The new species or new country records from the Cordillera de Guanacaste include *Allenanthus erythrocarpus, Cryptocarya* sp., *Dussia atropurpurea**, *Elaeodendron xylocarpum, Freziera fororum, Inga herrerae**, *Licania riverae**, *Lonchocarpus calcaratus, L. retiferus, Maxillaria mombachoensis, Oncidium parviflorum, Pavonia malacophylla, Peperomia angustata, Platymiscium yucatanum, Platystele obtecta**, *Rochefortia lundellii, Senna racemosa, Verbesina guatemalensis,* and *Werauhia vulcanicola.*

Relatively intensive recent floristic work in the Cordillera de Tilarán, mostly due to the efforts of William Haber and associates in the Monteverde region, has resulted in a

Tetranema gamboanum

excepción de *Nyssa talamancana,* una especie única y endémica de la Cordillera de Talamanca de Costa Rica y Panamá, el género *Nyssa* se conoce solamente del norte de México, el sureste de Estados Unidos y el sureste de Asia. Algunos registros familiares (Canellaceae, Lepidobotryaceae) y genéricos (*Apoplanesia, Bakeridesia, Crassula, Dacryodes, Pennellia, Rochefortia*) llaman la atención porque representan estaciones disyuntas tanto muy al sur (o al oeste) como muy al norte.

Estos pocos ejemplos, tomados sólo de los hallazgos recientes, reflejan los orígenes complejos de la flora total de Costa Rica (ver Origen de la flora, en el capítulo sobre Vegetación). Se ha discutido mucho la gran diversidad de los bosques de Costa Rica (incluso en comparación con otros bosques tropicales), lo cual se debe no sólo a su topografía, clima y suelos muy diversos, sino también a su historia y origen complejos. Para obtener más información y bibliografía sobre las teorías referentes a los factores que contribuyen a la abundancia de las especies en general, ver Rosenzweig (1995); para Costa Rica específicamente, ver Burger (1985, 1995).

Aportes detallados por regiones

Las siguientes observaciones sobre las localidades de estos descubrimientos, más o menos con referencia a las regiones florísticas ya mencionadas, ayudan a indicar la diversidad y origen florísticos de la región. Las especies citadas para cada una de las regiones florísticas fortalecen y complementan la propuesta de definición de dichas regiones antes expuesta (ver el capítulo sobre Vegetación). Las especies marcadas con asterisco (*) son endémicas a Costa Rica.

Las cordilleras

La exploración botánica de las cordilleras, en los últimos 15 años, ha contribuido con un gran porcentaje (60% o más) de los nuevos registros y nuevas especies conocidas hasta la fecha; también, es en ellas donde se concentra la mayor parte de las especies endémicas. Las cordilleras de Guanacaste, de Tilarán y de Talamanca, en especial, se han estudiado más o menos de forma permanente, y entre ellas, la Cordillera de Talamanca ha aportado el mayor número de elementos nuevos.

total of 167 species new to science, with an estimated 10% of the total known flora (3021 spp.) being endemic (Haber, 2000a). Numerous taxa of great phytogeographic and taxonomic interest have been identified or described from this mountain range, e.g.: *Beilschmiedia immersinervis**, *B. tilaranensis, Caryodendron angustifolium, Dalbergia tilarana, Decazyx macrophyllus, Deherainia lageniformis**, *Discocnide mexicana, Geonoma brenesii**, *Gymnosporia haberiana, Lubaria aroensis, Malaxis monsviridis**, *Miconia amplinodis**, *Ocotea gomezii**, *O. morae**, *Picrasma excelsa, Pimenta guatemalensis, Pleurothyrium guindonii**, *P. palmanum, Povedadaphne quadriporata**, *Rudgea monofructus**, *Styphnolobium monteviridis**, and *Ticodendron incognitum.* The majority of these new species were found in the elevational range of 500–1500 m, on the Caribbean slope, and 1100–1500 m, on the Pacific slope.

It is somewhat ironic that so few recent collections have come from the Cordillera Central, so close to the most populated areas of Costa Rica. The Caribbean side of the Cordillera Central has been studied more than the Pacific side, with only the northern slopes of Volcán Barva having received attention anywhere near that of the other cordilleras. Some recent additions to the Costa Rican flora that have come from the Cordillera Central are *Arachniodes ochropteroides, Arthrostylidium judziewiczii, Baskervilla leptantha**, *Brachionidium polypodium, Cayaponia longiloba, Crossoglossa aurantiilineata**, *Cyathea mucilagina**, *C. nodulifera, Dichaea schlechteri**, *Dioscorea composita, Elaphoglossum montgomeryi, Jessea gunillae, Lepanthes cuspidata**, *L. dolabriformis**, *L. elegans**, *Mollinedia macrophylla, Oreopanax echinops, Palicourea copensis, P. gomezii**, *Parinari parvifolia, Peperomia ciliaris, P. simulans, Philodendron squamicaule, Pteris speciosa, Sarcopera rosulata, Scaphyglottis modesta, Selaginella potaroensis, Senna cajamarcae, Stelis kareniae**, *Strychnos brachistantha, Thelypteris barvae**, *T. grayumii**, *T. subscandens**, *Topobea crassifolia, Trichomanes kalbreyeri,* and *Trichosalpinx todziae**.

The exploration of the vast Talamanca range over the past 15 years has generated at least 67 species new to science. Even in a genus as well studied as *Chusquea* (Clark, 1989), four new species were described during this period: *C. costaricensis, C. subtilis, C. talamancensis,* and *C. tomentosa* (Widmer & Clark, 1991; Clark & March, 2000). Of the 22 Costa Rican species in this genus, seven (32%) are endemic to the Talamanca range. These recent efforts have also added about 31 new country records, the majority previously known from (in order of importance) Panama, wide distributions, South America, and Guatemala. Not only is this region of interest for the usual phytogeographic/taxonomic reasons, it is also an important germplasm bank for wild relatives of major economic species, such as beans and potatoes. This latter fact is attested to by the recent discovery (Freytag & Debouck, 1996) of a new species of bean (*Phaseolus costaricensis*) related to the common bean (*P. vulgaris*), and by recent work (Spooner et al., 2001) on wild populations of *Solanum* spp. closely related to the potato (*S. tuberosum*).

The various incursions into Fila Matama and other areas (mostly below 2000 m) on the Caribbean slope of the Cordillera de Talamanca have demonstrated that this is a rich

En la Cordillera de Guanacaste se han descubierto varias novedades, p. ej., *Allenanthus erythrocarpus, Cryptocarya* sp., *Dussia atropurpurea**, *Elaeodendron xylocarpum, Freziera forerorum, Inga herrerae**, *Licania riverae**, *Lonchocarpus calcaratus, L. retiferus, Maxillaria mombachoensis, Oncidium parviflorum, Pavonia malacophylla, Peperomia angustata, Platymiscium yucatanum, Platystele obtecta**, *Rochefortia lundellii, Senna racemosa, Verbesina guatemalensis* y *Werauhia vulcanicola.*

Los estudios florísticos recientes relativamente intensivos de la Cordillera de Tilarán, principalmente a razón de William Haber y asociados en la región de Monteverde (ver Haber, 2000a), han contribuido con 167 especies nuevas para la ciencia, con un grado de endemismo cercano al 10% de su flora total (3021 spp.). Varias especies y géneros de gran importancia fitogeográfica o taxonómica han sido identificados o descritos con material de esta cordillera, p. ej., *Beilschmiedia immersinervis**, *B. tilaranensis, Caryodendron angustifolium, Dalbergia tilarana, Decazyx macrophyllus, Deherainia lageniformis**, *Discocnide mexicana, Geonoma brenesii**, *Gymnosporia haberiana, Lubaria aroensis, Malaxis monsviridis**, *Miconia amplinodis**, *Ocotea gomezii**, *O. morae**, *Picrasma excelsa, Pimenta guatemalensis, Pleurothyrium guindonii**, *P. palmanum, Povedadaphne quadriporata**, *Rudgea monofructus**, *Styphnolobium monteviridis** y *Ticodendron incognitum.* La mayoría de estos elementos han sido descubiertos en la faja altitudinal de 500–1500 m, en el lado Caribe y 1100–1500 m, en el lado Pacífico.

Es algo irónico que, de la Cordillera Central, tan cerca de las áreas más pobladas de Costa Rica, se han hecho tan pocas recolecciones en los últimos años. La Cordillera Central en general ha sido más estudiada del lado caribeño, con solamente el costado norte-caribeño del Volcán Barva que ha recibido atención en algo comparable con las otras cordilleras. Algunas de las especies nuevas y registros nuevos de la Cordillera Central son *Arachniodes ochropteroides, Arthrostylidium judziewiczii, Baskervilla leptantha**, *Brachionidium polypodium, Cayaponia longiloba, Crossoglossa aurantiilineata**, *Cyathea mucilagina**, *C. nodulifera, Dichaea schlechteri**, *Dioscorea composita, Elaphoglossum montgomeryi, Jessea gunillae, Lepanthes cuspidata**, *L. dolabriformis**, *L. elegans**, *Mollinedia macrophylla, Oreopanax echinops, Palicourea copensis, P. gomezii**, *Parinari parvifolia, Peperomia ciliaris, P. simulans, Philodendron squamicaule, Pteris speciosa, Sarcopera rosulata, Scaphyglottis modesta, Selaginella potaroensis, Senna cajamarcae, Stelis kareniae**, *Strychnos brachistantha, Thelypteris barvae**, *T. grayumii**, *T. subscandens**, *Topobea crassifolia, Trichomanes kalbreyeri* y *Trichosalpinx todziae**.

La exploración de la vasta Cordillera de Talamanca durante los últimos 15 años ha generado por lo menos unas 67 especies nuevas a la ciencia. Incluso en un género tan bien estudiado como *Chusquea* (Clark, 1989), se han descubierto cuatro especies nuevas: *C. costaricensis, C. subtilis, C. talamancensis* y *C. tomentosa* (Widmer & Clark, 1991; Clark & March, 2000). Del total de especies (22) de este género en Costa Rica,

area worthy of, and in need of, much more exploration. These trips have resulted in a great number of additions to the flora, including *Agouticarpa williamsii, Anthopterus costaricensis*, A. revolutus, Anthurium alticola, A. antonioanum, A. bittneri*, A. cucullispathum, A. hornitense, A. longistipitatum, Byrsonima herrerae, Calyptrogyne herrerae*, Campyloneurum magnificum, Cavendishia chiriquensis, C. limonensis*, Chamaedorea anemophila, C. rosibeliae*, Coussarea duplex*, Dacryodes* sp., *Daphnopsis morii, Disterigma trimerum, Elaphoglossum bittneri*, E. nigrosquama*, Geonoma talamancana*, Licania jefensis, Macoubea mesoamericana, Marila jefensis, Metteniusa tessmanniana, Micropholis guyanensis, Monolena primuliflora, Neurolepis pittieri, Nyssa talamancana, Ocotea rufescens*, Peperomia ocumarana, P. ursina*, P. villarrealii, Perebea guianensis, Pouteria ramiflora, Pterozonium brevifrons, Rhodospatha moritziana, Rhynchospora cabecarae*, Senecio angustiradiatus, Stenospermation pteropus*, Tetranema gamboanum*, Themistoclesia horquetensis, Triolena pumila,* and *T. spicata.* The majority of these new records are from Panama or South America.

Neurolepis pittieri

Lowlands and minor mountain ranges

The Llanura de Los Guatusos, where few protected areas exist, has been heavily degraded by agricultural and lumbering activities, but even so, it accounts for a number of new records of great interest for the country, such as *Acoelorraphe wrightii, Christiana africana, Hirtella guatemalensis, Inga capitata, Miconia chamissois, M. tomentosa, Solanum ipomoea, Tetrapterys mucronata,* and *Zygia conzattii.* A few of these species give a hint of the relationship between this area and the Caribbean slope of northern Central America. Among the new species that have been found here are *Gamanthera herrerae*, Inga canonegrensis*,* and *Sclerolobium costaricense.*

The Llanuras de San Carlos and Sarapiquí have also been modified by human activity, but their combination of flatlands and hills harbors a diverse flora that has contributed considerably to our list of new discoveries. A few of these are *Caryodendron angustifolium, Cayaponia sessiliflora, Chorigyne cylindrica, Conchocarpus nicaraguensis, Doliocarpus dasyanthus, D. foreroi, Elvasia elvasioides, Henriettella odorata, Ipomoea eremnobrocha, Licania affinis, Malanea erecta, Miconia sparrei, Pouteria*

hasta la fecha siete (32%) son endémicas de esta cordillera. La exploración de la región ha contribuido, además, con varios registros nuevos (ca. 31) para la flora del país; la mayoría de ellos son especies ya conocidas de (en orden de importancia): Panamá, distribuciones amplias, Suramérica y Guatemala. Pero no sólo desde el punto de vista fitogeográfico/taxónomico es ésta una región de interés; también es un banco significativo de germoplasma para parientes silvestres de especies de gran importancia económica, como el frijol y la papa. Lo anterior lo atestiguan el reciente descubrimiento (Freytag & Debouck, 1996) de una nueva especie de frijol (*Phaseolus costaricensis*), relacionada con el frijol común (*P. vulgaris*), y la identificación y verificación reciente (Spooner et al., 2001) de poblaciones de especies nativas de *Solanum* estrechamente aliadas a la papa (*S. tuberosum*).

Incursiones a la Fila Matama y otras localidades de la vertiente caribeña de la Cordillera de Talamanca, principalmente por debajo de 2000 m, han demostrado que esta es una región con alto valor florístico. De las pocas exploraciones realizadas, han resultado varias especies nuevas para la ciencia y nuevos registros para la flora del país, p. ej., *Agouticarpa williamsii, Anthopterus costaricensis*, A. revolutus, Anthurium alticola, A. antonioanum, A. bittneri*, A. cucullispathum, A. hornitense, A. longistipitatum, Byrsonima herrerae, Calyptrogyne herrerae*, Campyloneurum magnificum, Cavendishia chiriquensis, C. limonensis*, Chamaedorea anemophila, C. rosibeliae*, Coussarea duplex*, Dacryodes* sp., *Daphnopsis morii, Disterigma trimerum, Elaphoglossum bittneri*, E. nigrosquama*, Geonoma talamancana*, Licania jefensis, Macoubea mesoamericana, Marila jefensis, Metteniusa tessmanniana, Micropholis guyanensis, Monolena primuliflora, Neurolepis pittieri, Nyssa talamancana, Ocotea rufescens*, Peperomia ocumarana, P. ursina*, P. villarrealii, Perebea guianensis, Pouteria ramiflora, Pterozonium brevifrons, Rhodospatha moritziana, Rhynchospora cabecarae*, Senecio angustiradiatus, Stenospermation pteropus*, Tetranema gamboanum*, Themistoclesia horquetensis, Triolena pumila* y *T. spicata.* La mayoría de estos nuevos registros son de especies previamente conocidas de Panamá o Suramérica.

Bajuras y serranías

La Llanura de Los Guatusos, donde existen pocas áreas protegidas, ha sido fuertemente degradada por las actividades agrícolas y madereras, pero aún así cuenta con algunos registros nuevos de gran interés para el país, p. ej., *Acoelorraphe wrightii, Christiana africana, Hirtella guatemalensis, Inga capitata, Miconia chamissois, M. tomentosa, Solanum ipomoea, Tetrapterys mucronata* y *Zygia conzattii.* Algunos de los elementos anteriores son sólo una pequeña muestra de la relación de esta llanura con la vertiente del Caribe del norte centroamericano. Entre las especies nuevas tenemos *Gamanthera herrerae*, Inga canonegrensis** y *Sclerolobium costaricense.*

Las llanuras de San Carlos y de Sarapiquí también han sido modificadas por la actividad humana, pero su combinación de terrenos planos y ondulados alberga una flora

cuspidata, P. izabalensis, Psychotria zevallosii, Tapura guianensis, and *Websteria confervoides.* New species from this region described recently include *Calathea gloriana**, *C. hammelii**, *Chorigyne pendula, Chrysochlamys sylvicola, Dichaea sarapiquinsis**, *Dryadella odontostele, Eugenia sarapiquensis**, *Licaria sarapiquensis**, *Moutabea gentryi, Palmorchis sordida**, *Persea silvatica**, *Pouteria silvestris**, *Psychotria laselvensis**, *Scaphyglottis atwoodii**, and *Stelis hammelii**.

Ipomoea eremnobrocha

A systematic study of the Llanuras de Tortuguero and Santa Clara would surely reveal many instances of their phytogeographic relation to the Atlantic lowlands of Panama and South America. A few of the recent discoveries that testify to this are *Amanoa guianensis, Dioscorea davidsei, Guatteria alata, Hirtella racemosa* var. *racemosa, Inga ciliata, Ludwigia helminthorrhiza, Micranthemum pilosum,* and *Sipanea biflora;* and among the new species: *Anthurium limonense**, *Bactris polystachya**, *Licania belloi**, *L. stevensii**, *Hirtella trichotoma**, *Macrolobium herrerae,* and *Unonopsis stevensii.*

We have relatively little data for Baja Talamanca and the lower Caribbean slope of the Cordillera de Talamanca, owing partly to the difficulties in obtaining permission to work on Indian reservations. Nevertheless, the few incursions that have been made yielded significant new records, such as *Abarema barbouriana, Agouticarpa williamsii, Anaxagorea panamensis, Annona volubilis, Anthurium cucullispathum, A. hornitense, Aspidosperma excelsum, Calathea allenii, Elaphoglossum denudatum, Licania micrantha, Lycopodiella steyermarkii, Metteniusa tessmanniana, Otoba acuminata, Pentagonia hirsuta, Perebea guianensis, Philodendron grayumii, P. sulcicaule, Sciadocephala dressleri,* and *Zygia inaequalis,* as well as a number of new species, including *Dicranopygium tatica**, *Herpetacanthus stenophyllus**, *Licaria caribaea**, *Pleurothyrium oblongum, Plinia cuspidata**, *Pouteria filiformis**, *Quararibea gomeziana**, *Stromanthe palustris**, and *Zygia confusa**.

The lowlands of the dry Pacific slope at the base of the northern cordilleras, which we have designated the Guanacaste plains, have been more or less continuously explored, especially in the basin of the Río Tempisque and the plateau and surroundings of Santa Rosa National Park. In spite of the predominance here of dry forest, relatively low in diversity, many new records have been found here over the last few years, e.g.: *Allosidastrum interruptum, Apoplanesia paniculata, Bidens oerstediana, Caesalpinia platyloba, Colubrina arborescens, Croton axillaris, Diphysa carthagenensis, Echino-*

diversa que ha contribuido con varios registros nuevos; algunos de los cuales son *Caryodendron angustifolium, Cayaponia sessiliflora, Chorigyne cylindrica, Conchocarpus nicaraguensis, Doliocarpus dasyanthus, D. foreroi, Elvasia elvasioides, Henriettella odorata, Ipomoea eremnobrocha, Licania affinis, Malanea erecta, Miconia sparrei, Pouteria cuspidata, P. izabalensis, Psychotria zevallosii, Tapura guianensis* y *Websteria confervoides.* Entre las especies nuevas están *Calathea gloriana**, *C. hammelii**, *Chorigyne pendula, Chrysochlamys sylvicola, Dichaea sarapiquinsis**, *Dryadella odontostele, Eugenia sarapiquensis**, *Licaria sarapiquensis**, *Moutabea gentryi, Palmorchis sordida**, *Persea silvatica**, *Pouteria silvestris**, *Psychotria laselvensis**, *Scaphyglottis atwoodii** y *Stelis hammelii**.

Un estudio sistemático de las llanuras de Tortuguero y de Santa Clara seguramente revelaría más especies y razones para apoyar su relación fitogeográfica con las bajuras atlánticas panameñas o suramericanas. Algunos de los registros nuevos que así lo atestiguan son *Amanoa guianensis, Dioscorea davidsei, Dryadella odontostele, Guatteria alata, Hirtella racemosa* var. *racemosa, Inga ciliata, Ludwigia helminthorrhiza, Micranthemum pilosum* y *Sipanea biflora.* Entre las especies nuevas están *Anthurium limonense**, *Bactris polystachya**, *Licania belloi**, *L. stevensii**, *Hirtella trichotoma**, *Macrolobium herrerae* y *Unonopsis stevensii.*

Sólo contamos con información dispersa para la parte baja de Talamanca, debido a las dificultades de conseguir permisos en los territorios indígenas. No obstante, las pocas incursiones hechas han aportado bastantes registros nuevos, como *Abarema barbouriana, Agouticarpa williamsii, Anaxagorea panamensis, Annona volubilis, Anthurium cucullispathum, A. hornitense, Aspidosperma excelsum, Calathea allenii, Elaphoglossum denudatum, Licania micrantha, Lycopodiella steyermarkii, Metteniusa tessmanniana, Otoba acuminata, Pentagonia hirsuta, Perebea guianensis, Philodendron grayumii, P. sulcicaule, Sciadocephala dressleri* y *Zygia inaequalis.* Entre las especies nuevas están *Dicranopygium tatica**, *Herpetacanthus stenophyllus**, *Licaria caribaea**, *Pleurothyrium oblongum, Plinia cuspidata**, *Pouteria filiformis**, *Quararibea gomeziana**, *Stromanthe palustris** y *Zygia confusa**.

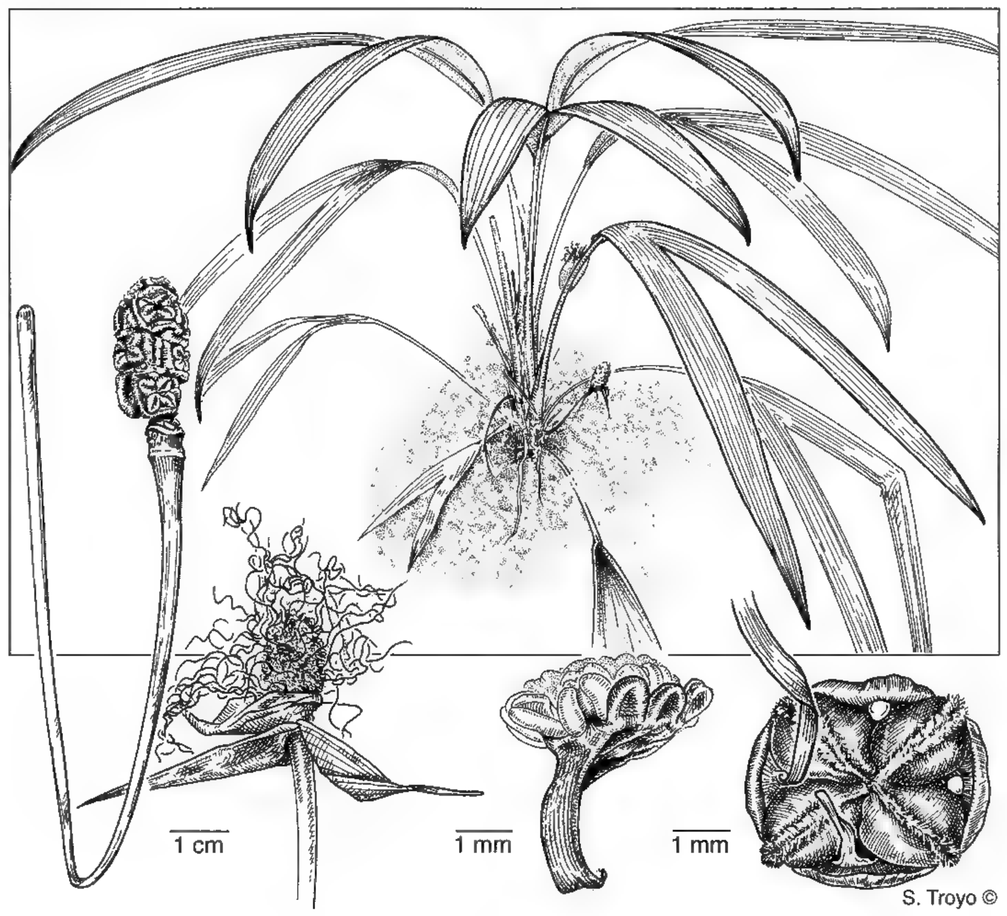
Las partes bajas del Pacífico seco al pie de las cordilleras del norte, que hemos agrupado como llanuras de Guanacaste, han sido sometidas a una exploración más o menos continua, en especial la cuenca baja del Río Tempisque y la meseta del Parque Nacional Santa Rosa y sus alrededores. En su mayor parte, domina aquí el bosque seco, que contiene una diversidad menor y, por lo tanto, una flora relativamente mejor conocida. Sin embargo, se han encontrado muchos nuevos registros, p. ej.: *Allosidastrum interruptum, Apoplanesia paniculata, Bidens oerstediana, Caesalpinia platyloba, Colubrina arborescens, Croton axillaris, Diphysa carthagenensis, Echinopepon wrightii, Halophila baillonis, Havardia campylacantha, Hydrolea elatior, Ipomoea ternifolia, Jacquemontia agrestis, Krugiodendron ferreum, Machaerium robiniifolium, Malpighia stevensii, Marsdenia gualanensis, Melochia tomentosa, Mimosa xanthocentra, Operculina triquetra, Opuntia lutea, Piper flavidum, P. retalhuleuense, Piscidia grandifolia,*

pepon wrightii, Halophila baillonis, Havardia campylacantha, Hydrolea elatior, Ipomoea ternifolia, Jacquemontia agrestis, Krugiodendron ferreum, Machaerium robinifolium, Malpighia stevensii, Marsdenia gualanensis, Melochia tomentosa, Mimosa xanthocentra, Operculina triquetra, Opuntia lutea, Piper flavidum, P. retalhuleuense, Piscidia grandifolia, Plocosperma buxifolium, Rauvolfia viridis, Schizachyrium malacostachyum, and *Serjania lobulata.* A few of the new species described recently from here are *Coursetia elliptica, Jatropha costaricensis, Pitcairnia calcicola**, *Pithecellobium bipinnatum**, *Pterocarpus michelianus, Simsia santarosensis**, and *Tradescantia petricola.* Clearly, the major regional contribution to novelties has been country records, the majority previously known from dry forests to the north and a few relating to the Atlantic region of northern South America.

Opuntia lutea

The Nicoya Peninsula, generally speaking, is very poorly collected, with the exception of a few localities such as Diriá, Bejuco, and Cabo Blanco. This region needs to be systematically surveyed, because it is sure to have an interesting floristic composition due to its higher rainfall (relative to adjacent areas), its peninsularity, and its hilliness. A few of the new records from there include *Acacia polyphylla, Chileranthemum pyramidatum, Dichapetalum morenoi, Dicliptera vahliana, Dioscorea panamensis,* and *Tridax platyphylla.* The only new species we know of described from here in recent years is *Platymiscium curuense**.

In the central Pacific zone, reduced to forest patches because of its proximity to the country's largest urban centers and its drier (more seasonal) climate relative to the Caribbean side, several sites have been more or less intensively studied. The results show that the flora is rich, diverse, and transitional, and certainly deserves more study with the goal of greater protection and conservation. Among the sites most intensively studied in this region are Carara National Park (CNP), Cerro Turrubares (CT), and La Cangreja National Park (LCNP). These sites have yielded a great many new records for the flora, e.g.: *Allosanthus trifoliolatus, Aspidosperma rigidum, Chrysophyllum lucentifolium, Clytostoma pterocalyx, Erythrochiton gymnanthus**, *Heteropterys minutiflora**, *Inga jimenezii**, *Itzaea sericea, Mascagnia mesoamericana, Pithecellobium johansenii, Pittoniotis trichantha, Seguieria aculeata, Steriphoma paradoxum,* and *Vitex gaumeri* (CNP); *Geonoma monospatha**, *Iresine nigra, Psychotria turrubarensis**, and



Dicranopygium tatica
Ilustración por Silvia Troyo

Plocosperma buxifolium, Rauvolfia viridis, Schizachyrium malacostachyum y *Serjania lobulata.* Entre las especies nuevas, podemos citar *Coursetia elliptica, Jatropha costaricensis, Pitcairnia calcicola**, *Pithecellobium bipinnatum**, *Pterocarpus michelianus, Simsia santarosensis** y *Tradescantia petricola.* Es claro que la mayor contribución regional ha sido los registros nuevos, la mayoría de ellos previamente conocidos de bosques secos al norte y unos pocos relacionados con el Atlántico norte suramericano.

La Península de Nicoya en general representa todavía un vacío de información en cuanto de su flora, a excepción de algunas localidades, como Diriá, Bejuco y Cabo Blanco. Esta región requiere de un estudio más sistemático, pues sabemos que alberga una composición florística interesante debido a su condición peninsular, topografía irregular y mayor humedad (comparada con las áreas adyacentes). Algunos registros nuevos son *Acacia polyphylla, Chileranthemum pyramidatum, Dichapetalum morenoi, Dicliptera vahliana, Dioscorea panamensis* y *Tridax platyphylla.* La única especie nueva descrita de acá recientemente de la cual tenemos conocimiento es *Platymiscium curuense**.

En la zona del Pacífico central, muy fragmentada por la actividad humana debido a su cercanía con los principales centros de población del país y su clima más seco (estacional) que el Caribe, se han estudiado varios puntos de interés de manera más o menos intensa. Los resultados evidencian que contiene una flora rica, diversa y transicional, que merece ser más estudiada con miras a una mayor protección y conservación. Entre los lugares explorados están el Parque Nacional Carara (PNC), el Cerro Turrubares (CT) y el Parque Nacional La Cangreja (PNLC); estos sitios han aportado un número apreciable de especies nuevas y registros nuevos para la flora, p. ej.: *Allosanthus trifoliolatus, Aspidosperma rigidum, Chrysophyllum lucentifolium, Clytostoma pterocalyx, Erythrochiton gymnanthus**, *Heteropterys minutiflora**, *Inga jimenezii**, *Itzaea sericea, Mascagnia mesoamericana, Pithecellobium johansenii, Pittoniotis trichantha,*

*Tetranema floribundum** (CT); and *Ayenia mastatalensis**, *Caryodaphnopsis burgeri**, *Dalbergia frutescens, Eugenia teresae**, *Lecythis mesophylla, Meliosma clandestina**, *Plinia puriscalensis**, *Stemmadenia simulans, Ternstroemia multiovulata**, *Unonopsis theobromifolia**, *Vochysia megalophylla,* and *Williamodendron glaucophyllum** (LCNP). In this last-mentioned park, at least 14 species endemic to Costa Rica are known (Acosta, 1998). For more information about the structure and composition of this zone, see Acosta (1998), Morales (1998b), and Jiménez M. & Grayum (2002).

Other localities within the widely circumscribed central Pacific region that have generated numerous new records for the country are concentrated in the area directly south of San José, from between the Río Grande de Candelaria and Cerro Caraigres to Fila Chonta, Cerro Nara, and the northern part of the Fila Costeña. Some of the new species described from here, the majority endemic to Costa Rica, are *Allomarkgrafia insignis, Chamaedorea binderi**, *C. incrustata**, *C. piscifolia**, *C. rossteniorum, Elaeagia glossostipula, Kefersteinia orbicularis, Lacmellea zamorae**, *Matisia tinamastiana**, *Ocotea klepperae**, *Ornithocephalus castelfrancoi, Paradrymonia bullata**, *Parathesis acostensis**, *Philodendron dominicalense**, *Prestonia hammelii**, and *Weberocereus frohningiorum**. Some of the country records recently reported from here, most still known in Costa Rica only from this region, are: *Alfaroa mexicana, Amelanchier denticulata, Aparisthmium cordatum, Bakeridesia vulcanicola, Calathea coccinea, Catopsis hahnii, Chiangiodendron mexicanum, Cosmos crithmifolius, Donnellsmithia juncea, Heliotropium rufipilum, Hintonia lumaeana, Ruyschia* cf. *pavonii, Sebastiania panamensis, Tachia parviflora, Tripogandra amplexicaulis,* and *Zeugites panamensis.* Many of these species are widely disjunct between Costa Rica and other countries. One interesting case is that of *Chiangiodendron mexicanum* (Flacourtiaceae), previously known only from the extreme south of the state of Veracruz (Mexico), in the area of Uxpanapa. This entity had only recently been described as a new genus and species in a group of the Flacourtiaceae otherwise known only from south and Southeast Asia and Australia (Wendt, 1988; see also Estrada, 2000, and Sosa et al., 2003). Sporadic recent visits to the lower basin of the Río Palo Seco (opposite Fila Chonta) have even yielded new family records (Canellaceae, Santalaceae) for Costa Rica (see Grayum et al., 1999, 2000a, 2000b). For more information on the central Pacific region, see Acevedo et al. (2002).

Weberocereus frohningiorum

The southern end of the General Valley and the canyon of the Río Grande de Térraba have also yielded a great many new country records during the last decade, including

Erythrochiton gymnanthus

Seguieria aculeata, Steriphoma paradoxum y *Vitex gaumeri* (PNC); *Geonoma monospatha**, *Iresine nigra, Psychotria turrubarensis** y *Tetranema floribundum** (CT); y *Ayenia mastatalensis**, *Caryodaphnopsis burgeri**, *Dalbergia frutescens, Eugenia teresae**, *Lecythis mesophylla, Meliosma clandestina**, *Plinia puriscalensis**, *Stemmadenia simulans, Ternstroemia multiovulata**, *Unonopsis theobromifolia**, *Vochysia megalophylla* y *Williamodendron glaucophyllum** (PNLC). En la última localidad se han registrado hasta 14 especies endémicas del país (Acosta, 1998). Para más información sobre la estructura y composición de la vegetación de esta zona, ver Acosta (1998), Morales (1998b) y Jiménez M. & Grayum (2002).

Otras localidades de la parte central pacífica donde los estudios generaron numerosas adiciones para la flora corresponden a la región directamente al sur de San José, entre el valle del Río Grande de Candelaria y el Cerro Caraigres hasta los alrededores de las filas Chonta, Nara y Costeña norte. Algunas de las especies nuevas para la ciencia, la mayoría de ellas endémicas a Costa Rica, son *Allomarkgrafia insignis, Chamaedorea binderi**, *C. incrustata**, *C. piscifolia**, *C. rossteniorum, Elaeagia glossostipula, Kefersteinia orbicularis, Lacmellea zamorae**, *Matisia tinamastiana**, *Ocotea klepperae**, *Ornithocephalus castelfrancoi, Paradrymonia bullata**, *Parathesis acostensis**, *Philodendron dominicalense**, *Prestonia hammelii** y *Weberocereus frohningiorum**. Algunos de los registros nuevos de esta región, la mayoría hasta el momento exclusivos de la misma en Costa Rica, son: *Alfaroa mexicana, Amelanchier denticulata, Aparisthmium cordatum, Bakeridesia vulcanicola, Calathea coccinea, Catopsis hahnii, Chiangiodendron mexicanum, Cosmos crithmifolius, Donnellsmithia juncea, Heliotropium rufipilum, Hintonia lumaeana, Ruyschia* cf. *pavonii, Sebastiania panamensis, Tachia parviflora, Tripogandra amplexicaulis* y *Zeugites panamensis.* Muchas de estas especies tienen distribuciones ampliamente disyuntas entre Costa Rica y otros países. Un caso interesante es el de *Chiangiodendron mexicanum* (Flacourtiaceae), que antes sólo se conocía del extremo sur del estado de Veracruz (México), en el área de Uxpanapa; éste se había descrito también recientemente como nuevo género y nueva especie para la ciencia, representando a su vez un grupo de géneros de otra forma conocidos sólo del sur y el sureste de Asia y Australia (Wendt, 1988; ver también Estrada, 2000 y Sosa et al., 2003). Recientes excursiones esporádicas a la cuenca baja del Río Palo Seco (al frente de Fila Chonta) dieron como resultado el descubrimiento hasta de nuevos registros de familias (Canellaceae, Santalaceae) para Costa Rica (ver Grayum et al., 1999, 2000a, 2000b). Para más información sobre la región central pacifica, ver Acevedo et al. (2002).

Abutilon giganteum, Bonamia trichantha, Colubrina heteroneura, Ocotea aurantiodora, Pera oppositifolia, and *Porcelia magnifructa.*

Recent explorations in the southern Fila Costeña, in the Coquito, Anguciana, Cruces, and Zapote ridges, have resulted in at least 11 additions to the Costa Rican flora, of which the following seven are new records: *Aiphanes hirsuta, Asplenium soleirolioides, Dennstaedtia sprucei, Diospyros panamensis, Gonocalyx megabracteolatus, Joosia umbellifera,* and *Manettia microphylla;* all of these have southern origins, except for *Asplenium soleirolioides,* from Mexico. The four new species are *Dalechampia burgeriana*, Ocotea patula*, Peperomia hammelii*,* and *P. trichomanoides**. This coastal side of the southern Fila Costeña has been poorly collected and needs further work.

The Golfo Dulce region, especially the Osa Peninsula, was visited several times between 1890 and 1901 by such botanists as Henri Pittier, Adolphe Tonduz, and Carroll W. Dodge, in 1948 by Alexander Skutch, and later by Paul H. Allen, among others; see the chapters on History and Vegetation for more details. Beginning in the years 1984–1989 (within the time-frame of the present discussion), more intensive and constant explorations were undertaken, much improving our database for this important floristic region. This activity has contributed a total of at least 116 species new to Costa Rica, including 57 new to science (52 of which are still considered endemic).

This outstanding harvest of novelties demonstrates that the Golfo Dulce region is of great diversity and scientific interest. Close analysis of the discovered species also reinforces the concept, already put forth for the Osa Peninsula by Hartshorn (1983) and for the entire country by Standley (1937b), of a close relationship to the flora of South America. Of the 59 new country records, 70% are presumably from South America, many more than the 20% hypothesized by Gómez P. (1986: 231); an additional 19% are from between Mexico and Nicaragua, 10% from Panama, and 1% from the Antilles. Curiously, the phytogeographic relationships indicated by this subset of species from Osa are more with South America than with nearby Panama (see also below).

Among the phytogeographically most interesting novelties from the Osa Peninsula are *Ruptiliocarpon caracolito* (see beginning of this chapter), and a new species of *Pleodendron,* the first record of the family Canellaceae for Central America, augmenting the Antillean relationship. Other widely disjunct taxa first found in Costa Rica on the Osa Peninsula (with their previously known distribution) include *Dicella* (South America), *Oecopetalum greenmanii* (Mexico, Guatemala), *Parabignonia* (South America), *Paullinia tenuifolia* (South America), *Recchia simplicifolia* (Mexico), *Williamodendron* (Brazil, Colombia), and *Ziziphus chloroxylon* (Jamaica).

Conclusion

Evaluating the previously known distributions of at least these 361 new (accumulated over the last ca. 15 years) reports reaffirms the South American affinity of the Costa Rican

La porción sureña del Valle de General y el cañón del Río Grande de Térraba también han proporcionado numerosos registros nuevos durante la última década, como *Abutilon giganteum, Bonamia trichantha, Colubrina heteroneura, Ocotea aurantiodora, Pera oppositifolia* y *Porcelia magnifructa.*

Exploraciones recientes de la Fila Costeña sur, a las filas Coquito, Anguciana, Cruces y Zapote, han dejado un saldo de por lo menos 11 adiciones para la flora costarricense, siete de ellas registros nuevos: *Aiphanes hirsuta, Asplenium soleirolioides, Dennstaedtia sprucei, Diospyros panamensis, Gonocalyx megabracteolatus, Joosia umbellifera* y *Manettia microphylla;* todas son de origen del sur, excepto *Asplenium soleirolioides,* de México. Las cuatro especies nuevas son *Dalechampia burgeriana**, *Ocotea patula**, *Peperomia hammelii** y *P. trichomanoides**. El lado costanero de esta Fila Costeña Sur ha sido muy poco estudiado, y las exploraciones han sido más bien esporádicas y puntuales; en general esta elevación se debe estudiar con mayor detalle.

La región del Golfo Dulce, sobre todo la Península de Osa, fue visitada algunas veces entre 1890 y 1901 por los botánicos Henri Pittier, Adolfo Tonduz y Carroll W. Dodge, en 1948 por Alexander Skutch y posteriormente por Paul H. Allen, entre otros; ver los capítulos sobre Historia y Vegetación para más detalles. A partir de 1984–1989 (ya dentro del marco del presente argumento) se iniciaron exploraciones botánicas más intensas y constantes de esta importante región florística. Esta actividad ha logrado añadir un total de por lo menos 116 especies a la flora de Costa Rica, de las cuales 57 son nuevas para la ciencia (con 52 endémicas hasta el momento).

Esta base del conocimiento no sólo demuestra que la región de Golfo Dulce es de gran diversidad florística e interés científico, sino que también refuerza el concepto de su estrecha afinidad con la flora suramericana. Esto ya había sido señalado por Hartshorn (1983), aunque Standley (1937b) había determinado lo mismo para la flora total del país, incluidos los puntos de mayor elevación. Esto lo reafirma claramente un análisis de la procedencia de los 59 registros nuevos mencionados en el párrafo anterior, donde el 70% de los mismos son de origen suramericano, lo cual supera la hipótesis del 20% propuesta por Gómez P. (1986: 231); del resto, 19% son de origen mexicano-nicaragüense, 10% de origen panameño y 1% de origen antillano. Curiosamente, las relaciones fitogeográficas de esta región, señaladas por algunos de estos hallazgos, no son con Panamá sino más al sur (ver más adelante al respecto).

Pleodendron sp.
Foto por Reinaldo Aguilar

flora: 50% are from Panama, ca. 28% from Colombia or further south, and ca. 21% from Mexico to Nicaragua. A close relationship with the Panamanian flora is clearly indicated, and if we consider the Panamanian elements as essentially South American, the affinity of Costa Rica with South America is by far the strongest.

In spite of a veritable explosion of activity during the last 30 years, aimed at an inventory of plant species from Costa Rica (and Mesoamerica), many areas are still poorly explored. Only a few sites—such as the La Selva Biological Station, the Monteverde Reserve, and Palo Verde, Carara, Piedras Blancas, and Guanacaste National Parks—have been relatively well explored (the last only partially), in some cases intensively, systematically, and with the idea of producing a local florula. Anytime this sort of program is initiated in almost any part of the country, many new additions to the flora will inevitably result.

Many localities can be pinpointed that, even with only the usual, sporadic excursionary studies, will surely reveal many novelties. A few such sites are: the mid-elevation strip all along the Caribbean slope; the highest peaks of the volcanoes in Guanacaste; the Llanura de Los Guatusos (La Cureña Forest Reserve, Los Chiles, etc.); the Lomas de Sierpe, in Tortuguero National Park; the forested peaks of the Nicoya Peninsula; the mid-elevation strip of the Pacific slope, from the Cordillera Central to Panama; the high part of the Talamanca range, on the Caribbean slope; and Fila Anguciana, as well as other portions of the Fila Costeña. Although the valley of the Río Coto Colorado and the Burica Peninsula have been practically deforested, we have almost no collections from these two places.

Entre las novedades más interesantes en cuanto a fitogeografía de la Península de Osa, se incluyen *Ruptiliocarpon caracolito* (ver el principio de este capítulo) y una especie nueva del género *Pleodendron*, el primer registro de la familia Canellaceae para Centroamérica y que al mismo tiempo estrecha las relaciones antillanas. Otros táxones, ampliamente disyuntos, encontrados por primera vez en Costa Rica en la Península de Osa (con su distribución previa) incluyen *Dicella* (Suramérica) *Oecopetalum greenmanii* (México, Guatemala), *Parabignonia* (Suramérica), *Paullinia tenuifolia* (Suramérica), *Recchia simplicifolia* (México), *Williamodendron* (Brasil, Colombia) y *Ziziphus chloroxylon* (Jamaica).

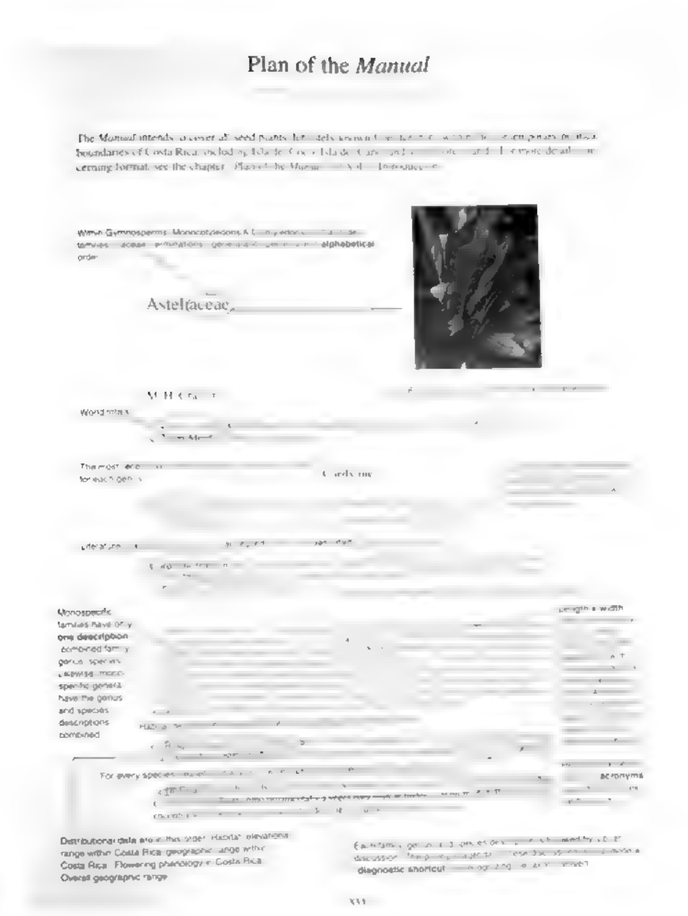
Conclusión

Una evaluación de las distribuciones previas de al menos 361 registros nuevos para la flora de Costa Rica generados durante los últimos ca. 15 años resultó en la reafirmación de la afinidad florística con Suramérica, donde el 50% indica Panamá, ca. el 28% Colombia hacia el sur y ca. el 21% México a Nicaragua. Claramente se nota que las floras de Costa Rica y Panamá tienen mucha relación, y si consideramos los elementos panameños como suramericanos, la afinidad con la flora del continente sureño es aún mayor.

A pesar de la explosión de actividades para inventariar las especies de plantas en Costa Rica (y Mesoamérica) durante los últimos 30 años, muchas áreas aún siguen poco exploradas. Pocos sitios—como la Estación Biológica La Selva, la Reserva de Monteverde, los parques nacionales Palo Verde, Carara, Piedras Blancas y Guanacaste (este último en algunas partes)—han sido relativamente bien explorados, en algunos casos de manera intensa, sistemática y con la meta de producir una flórula. Si este tipo de programa fuera a iniciarse en prácticamente cualquier lugar del territorio nacional, sin duda se encontrarían muchísimas especies nuevas para Costa Rica.

Todavía existen numerosas localidades que han sido poco o nada exploradas y que posiblemente revelarán muchas novedades, incluso con exploraciones esporádicas. Algunos de esos sitios son: la faja altitudinal media a lo largo de las cordilleras en la vertiente del Caribe; las partes más altas de los volcanes de Guanacaste; la Llanura de Los Guatusos (Reserva Forestal La Cureña, Los Chiles, etc.); las Lomas de Sierpe, en el Parque Nacional Tortuguero; los picos boscosos de la Península de Nicoya; la faja altitudinal media de la vertiente del Pacífico, desde la Cordillera Central hasta Panamá; la parte alta caribeña de la Cordillera de Talamanca; y la Fila Anguciana y otras áreas de la Fila Costeña. Aunque el valle del Río Coto Colorado y la Península de Burica han sido prácticamente deforestados, casi no existen recolecciones de ambos lugares.

Plan del *Manual*/ Plan of the *Manual*


Plan of the *Manual*

M. H. Grayum, B. E. Hammel & N. Zamora

Cobertura geográfica

El *Manual de plantas de Costa Rica* cubre todo el territorio dentro de las actuales fronteras políticas de Costa Rica, incluyendo la Isla del Coco, la Isla del Caño y todas las otras islas cercanas a la costa. Esta obra intenta ser no sólo una guía práctica para la identificación de las plantas, sino también establecer una referencia sólida para la florística costarricense.

Geographic Coverage

The *Manual de plantas de Costa Rica* covers all territory within the contemporary political boundaries of Costa Rica, including Cocos Island, Isla del Caño, and all inshore islands. The *Manual* aims to be a practical guide to identification, but is also intended as an authoritative baseline for Costa Rican floristics.

Tomando en cuenta esto, como regla general, no se incluyen las especies que supuestamente están en el país sólo porque existen muestras de lugares cercanos a sus fronteras en los países al norte y/o al sur. Las raras excepciones se dan con especies que se han recolectado en las fronteras o muy cerca de ellas (en una zona de unos 5 km) en ambientes que cruzan la frontera (p. ej., en la orilla nicaragüense del Río San Juan o en el lado panameño de Cerro Pando). El lector debe tomar en cuenta que las montañas del oeste de Panamá (especialmente de las cercanías de Cerro Punta al este hacia la región de Fortuna y Cerro Colorado) albergan cientos de especies de plantas no incluidas en este *Manual,* pero que podrían eventualmente encontrarse en rincones remotos al este de Costa Rica. De todos modos, tales omisiones son inevitables en una región tan diversa, y esperamos que no comprometerán la utilidad práctica de este trabajo (y que harán las delicias de los futuros botánicos).

Cobertura taxonómica

El objetivo de este *Manual* es incluir todas las especies de plantas con semillas de Costa Rica, representadas por muestras de herbario con identificaciones fidedignas. Se toman en cuenta tanto las especies nativas como las exóticas naturalizadas, así como las exóticas cultivadas a gran escala, ya sea para el consumo local o para la exportación. Las plantas no nativas que se cultivan como ornamentales de maceta y jardín en general no se tratan formalmente, aunque a veces se mencionan. Para una introducción a las especies nativas cultivadas como ornamentales en Costa Rica, ver Hammel (2001).

Los táxones infraespecíficos (subespecies, variedades y formas) no se incluyen en las claves ni se describen formalmente, aunque sí están indicados en letra negrita y se caracterizan brevemente en las notas que siguen a la descripción de cada especie. Algunos híbridos se mencionan y otros no, dependiendo de que tan distintivos y abundantes sean. Estos en general no se han tratado formalmente, con excepción de algunos cultivos muy conocidos, como *Musa* ×*paradisiaca* (plátano) y algunas otras entidades que se comportan como especies y se encuentran en poblaciones silvestres (no sólo individuos aislados), tales como *Crocosmia* ×*crocosmiiflora* (Iridaceae) e *Ipomoea* ×*leucantha* (Convolvulaceae).

Un requisito casi inflexible para incluir un tratamiento completo de una especie fue la existencia de una muestra de herbario como mínimo (ver más adelante la sección Testigos), proveniente de Costa Rica (o de un sitio adyacente muy cercano; ver arriba). Las meras observaciones en el campo o los registros tomados de la literatura sin referencia a un testigo no se tomaron en cuenta en este contexto.

Nombres

Dentro de los tres grupos mayores tratados en este *Manual* (gimnospermas, monocotiledóneas y dicotiledóneas, que se presentan en este orden), los tratamientos de fa-

With this in mind, species have not been included, as a general rule, on a hypothetical basis, e.g., because they have been collected near the border, or in countries both to the north and south. Exceptions have been made only rarely, for species collected on or extremely near the border (within ca. 5 km) in habitats extending into Costa Rica (e.g., on the Nicaraguan shore of the Río San Juan, or the Panamanian slopes of Cerro Pando). The reader should be aware that the mountains of western Panama (especially from the vicinity of Cerro Punta east to the La Fortuna region and Cerro Colorado) harbor many hundreds of plant species that are not treated in this *Manual,* but which could eventually be found in remote corners of eastern Costa Rica. Nonetheless, it is expected that omissions from the *Manual,* inevitable under any circumstances, will not seriously compromise the practical utility of this work (and will be the delight of future botanists).

Taxonomic coverage

The *Manual* intends to treat all species of seed plants vouchered from Costa Rica by authoritatively identified herbarium specimens. Both indigenous species and naturalized exotics are accounted for, as well as commercial exotic species grown on a large scale (whether for local consumption or export). Non-native pot plants and patio ornamentals have, in general, not been treated formally (though they may be mentioned); but many gray areas exist, and decisions were made on a case-by-case basis. See Hammel (2001) for an account of native species grown for ornament in Costa Rica.

Infraspecific taxa (subspecies, varieties, and forms) are not keyed or formally described in the present work, but are enumerated and briefly characterized in the species discussions. Hybrids may or may not be mentioned, depending on their distinctiveness and abundance. Generally, hybrids are not treated in full, with the exception of some well-known crops, e.g., *Musa* ×*paradisiaca* (plantain), and a few other entities that behave as species and are established as populations (not just isolated individuals) in the wild, e.g., *Crocosmia* ×*crocosmiiflora* (Iridaceae) and *Ipomoea* ×*leucantha* (Convolvulaceae).

The existence of at least one herbarium specimen from Costa Rica (or extremely nearby; see above) was made a nearly inflexible (see section on Voucher citation, below) prerequisite for full treatment of taxa in the *Manual.* Sight records and unvouchered literature reports have been disregarded in this context.

Names

Within the three major groups treated in the *Manual* (gymnosperms, monocotyledons, and dicotyledons, presented in that order), family, genera, and species treatments are

milias, géneros y especies siguen un orden alfabético. Los nombres científicos (latín) para las familias de plantas, terminados en "-aceae", aparecen en orden alfabético dentro de cada volumen. Ocho familias tienen nombres alternativos, sin la usual terminación "-aceae", que se consideran aceptables: Apiaceae (nombre alternativo Umbelliferae), Arecaceae (Palmae), Asteraceae (Compositae), Brassicaceae (Cruciferae), Clusiaceae (Guttiferae), Fabaceae (Leguminosae), Lamiaceae (Labiatae) y Poaceae (Gramineae). En esta obra se utiliza la terminación "-aceae" en todos los casos.

Dentro de cada familia, los nombres aceptados de los táxones tratados se presentan en letra **negrita.** La forma en que están escritos los epítetos de las especies a veces difiere del original, lo cual se hizo para adecuarlos a las normas del Código Internacional de Nomenclatura Botánica (Greuter et al., 2000: Arts. 60–62).

Los conceptos de familia seguidos en el *Manual* para monocotiledóneas están con base principalmente en Dahlgren et al. (1985); para dicotiledóneas, la fuente principal ha sido Cronquist (1981). Sin embargo, hemos intentado estar al día con los conceptos actuales presentados por Stevens (2003), y hacemos cambios o referencias cruzadas apropiados, cuando se traten de configuraciones aparentemente estables. Los conceptos de géneros y especies son generalmente los de cada contribuyente. Los sinónimos se usan solamente para especies y táxones infraespecíficos; en estos casos, primero aparece el basónimo o el nombre reemplazado, seguido de otros sinónimos en orden alfabético. Todos los sinónimos aparecen en letras *itálicas.* El basónimo o el nombre reemplazado (nombre ilegítimo reemplazado por un *nomen novum*), en caso de existir, siempre se da para nombres aceptados. También se pueden indicar nombres bloqueadores de los nombres reemplazados, p. ej.: "*Maxillaria acutifolia* Schltr., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. 19: 229. 1923, non Lindl. (1839)" indica que el nombre *M. acutifolia* de Schlechter es diferente de, y está bloqueado (hecho ilegítimo) por, el uso anterior por parte de Lindley del mismo nombre binario; a la misma vez, significa que el nombre aceptado, *M. angustissima* Ames & C. Schweinf., es un *nomen novum* (que reemplaza a un nombre ilegítimo y se basa en el mismo tipo).

En todo caso, la sinonimia no es comprensiva; por regla general, el *Manual* sólo contiene los sinónimos que se han usado como nombres aceptados en las floras, flórulas o revisiones taxonómicas recientes o más utilizadas para la región. Las principales publicaciones que se han usado para este fin son las siguientes: *Flora mesoamericana* (Davidse et al., 1994), *Flora of Costa Rica* (Standley, 1937b–1938b), *Flora costaricensis* (Burger, 1971–2000), *Flora de Nicaragua* (Stevens et al., 2001), *Flora of Panama* (Woodson & Schery, 1943–1981), *Flora of Guatemala* (Standley & Steyermark, 1946–1977), *The rain forests of Golfo Dulce* (Allen, 1956) y *Flora of Barro Colorado Island* (Croat, 1978).

También hemos hecho un esfuerzo por tomar en cuenta los nombres mal aplicados ("sensu") en las floras mencionadas, aunque esta tarea se dificulta pues frecuentemente las obras no citan especímenes. Para la sinonimia tipo "sensu", utilizamos las siguientes abreviaturas: *Fl. BCI = Flora of Barro Colorado Island; Fl. CR = Flora of Costa Rica;*

ordered alphabetically. Scientific (Latin) names for plant families, ending in "-aceae," appear in alphabetical order within each volume. Eight families have alternative names, without the "-aceae" ending, that are deemed acceptable: Apiaceae (alternative name Umbelliferae), Arecaceae (Palmae), Asteraceae (Compositae), Brassicaceae (Cruciferae), Clusiaceae (Guttiferae), Fabaceae (Leguminosae), Lamiaceae (Labiatae), and Poaceae (Gramineae). For consistency, the *Manual* uses the "-aceae" name in each case.

Within each family, scientific names for genera are ordered alphabetically, as are scientific names of species, within each genus. Accepted names of treated taxa are in **boldface** type. The spelling of species epithets has sometimes been changed from the original, to conform with the requirements of the International Code of Botanical Nomenclature (Greuter et al., 2000: Arts. 60–62).

The family circumscriptions followed in the *Manual* are based primarily on Dahlgren et al. (1985), in the case of monocotyledons; for the dicotyledons, Cronquist (1981) has been the main guide. However, we have also tried to keep apace of current usage according to Stevens (2003), and either make changes or supply cross-references accordingly, for apparently stable configurations. Genus and species concepts are generally those of the individual contributors. Synonymy, if any, is indicated only for species and infraspecific taxa, with the basionym or replaced name of the accepted name first, followed by other synonyms in alphabetical order. All synonyms are *italicized.* The basionym or replaced name (illegitimate name replaced by a *nomen novum*), if one exists, is always provided for accepted names. Blocking names may also be indicated, for replaced names; thus, "*Maxillaria acutifolia* Schltr., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. 19: 229. 1923, non Lindl. (1839)" conveys that Schlechter's *M. acutifolia* is different from and blocked (rendered illegitimate) by Lindley's earlier usage of the same binomial, and also signifies that the accepted name, *M. angustissima* Ames & C. Schweinf., is a *nomen novum* (substitute for an illegitimate name, with the same type).

Otherwise, synonymy is not comprehensive: as a general rule, only those nomenclatural and taxonomic synonyms that have been used as accepted names in standard or recent area floras or florulas, or taxonomic revisions, are given in the *Manual.* The publications from which listed synonyms have been culled include (but are not limited to): *Flora mesoamericana* (Davidse et al., 1994), *Flora of Costa Rica* (Standley, 1937b–1938b), *Flora costaricensis* (Burger, 1971–2000), *Flora de Nicaragua* (Stevens et al., 2001), *Flora of Panama* (Woodson & Schery, 1943–1981), *Flora of Guatemala* (Standley & Steyermark, 1946–1977), *The rain forests of Golfo Dulce* (Allen, 1956), and *Flora of Barro Colorado Island* (Croat, 1978).

An attempt has also been made to account for misapplied ("sensu") names accepted in the above floras; however, this could not always be done, because floristic works often do not cite specimens. The following abbreviations are employed for "sensu" synonymy: *Fl. BCI = Flora of Barro Colorado Island; Fl. CR = Flora of Costa Rica; Fl. Guat. = Flora of Guatemala; Fl. Nic. = Flora de Nicaragua; Fl. Pan.*

Fl. Guat. = *Flora of Guatemala; Fl. Nic.* = *Flora de Nicaragua; Fl. Pan.* = *Flora of Panama.* Así, un nombre seguido de "sensu *Fl. Pan.,* non Schltr." es un sinónimo según su aplicación (incorrecta) en la *Flora of Panama,* pero no según el autor original del nombre, Schlechter (o sea, no según su tipo); "sensu *Fl. Pan.* pro parte" indicaría que, en *Flora of Panama*, el concepto también incluye otras especies.

Se ha hecho un esfuerzo especial para aclarar la disposición actual de todos los nombres aceptados en *Flora of Costa Rica* (Standley, 1937b–1938b).

Los nombres comunes en español que se usan en Costa Rica se presentan (en caso de existir) para especies y táxones infraespecíficos, y se incluyen (en LETRA VERSALITA) al final del párrafo sobre nomenclatura o donde se mencionen los táxones infraespecíficos. Los nombres comunes que se aplican usualmente a todas o a la mayoría de las especies de un género se presentan en el encabezado de ese género. Las fuentes de los nombres comunes incluyen etiquetas de herbario y varias publicaciones, especialmente las de Pittier (1957), Fournier O. & García (1998) y León & Poveda Á. (2000). Los únicos nombres comunes en inglés incluidos son los que usan localmente los costarricenses de habla inglesa en la costa del Caribe (Prov. Limón). Los nombres amerindios no se presentan, excepto en aquellos casos en que su uso es generalizado. La principal fuente de nombres indígenas para las plantas de Costa Rica es Pittier (1957).

Autores

El nombre de los autores de los nombres científicos se da sólo para especies y táxones infraespecíficos, según la "forma estándar" que se presenta en *Authors of plant names* (Brummitt & Powell, 1992). En el caso de autores no incluidos en esta publicación, o mencionados en ella de manera errónea (p. ej., R. L. Rodríguez Caballero citado como "R. Lucas Rodríguez"), se sigue una "forma estándar" nuevamente creada según las indicaciones de Brummitt & Powell (1992: 9–12). Cuando un nombre de especie (o taxon infraespecífico) ha sido pasado a otro género (o especie) diferente del original, el autor del basónimo (nombre binario o trinario original) aparece entre paréntesis y el de la combinación secundaria aparece fuera de los paréntesis. El término "*ex*" significa que se ha usado un nombre científico creado por otro botánico (p. ej., en una etiqueta o un manuscrito), quien nunca lo publicó de una manera válida; así, "H. Wendl. *ex* Spruce" indica un nombre que fue usado informalmente por Wendland, pero fue validado luego por Spruce. El término "en" se usa cuando el autor de un nombre científico es diferente del autor de la obra en la cual se publicó; así, "H. Wendl., en Spruce" se usaría para un nombre validado por Wendland, en una publicación cuyo autor fue Spruce. Dado que "en" en realidad es parte de la cita bibliográfica (ver más adelante), no del autor del nombre, se separa del autor por una coma y se usa únicamente para nombres aceptados y sus basónimos.

= *Flora of Panama.* Thus, a name followed by "sensu *Fl. Pan.*, non Schltr." is a synonym according to its (incorrect) usage in the *Flora of Panama,* but not according to the name's original author, Schlechter (i.e., not according to its type); "sensu *Fl. Pan.* pro parte" would suggest that the *Flora of Panama* concept included other species as well.

A special effort has been made to indicate the disposition of all names accepted in the *Flora of Costa Rica* (Standley, 1937b–1938b).

Spanish common names used in Costa Rica are provided for all species and infraspecific taxa for which this information is available, and are presented (in SMALL CAPITALS) at the end of the nomenclature paragraph, or where the infraspecific taxa are mentioned. Common names applied uncritically to all or most species in a genus are given in the genus heading. Common names have been gleaned from herbarium labels and various literature sources, especially Pittier (1957), Fournier O. & García (1998), and León & Poveda Á. (2000). The only English common names reproduced here are those used locally by English-speaking Costa Ricans on the Caribbean coast (Limón Province). Amerindian names are not given, except when widely adopted; interested readers should consult Pittier (1957), the principal source of indigenous names for Costa Rican plants.

Authorities

Names of authorities, or authors, of scientific plant names are given only for species and infraspecific taxa. Authority names appear in the "standard form" provided by *Authors of plant names* (Brummitt & Powell, 1992). For authors not included in that work, or listed erroneously (R. L. Rodríguez Caballero as "R. Lucas Rodríguez"), a "standard form" was coined according to the guidelines presented by Brummitt & Powell (1992: 9–12). When a species name (or the name of an infraspecific taxon) has been transferred to a genus (or species) other than the one in which it was originally described, the author of the basionym (original binomial) appears in parentheses, the author of the new combination outside the parentheses. The connective "*ex*" signifies that a name was borrowed from a previous worker, who never validly published it; thus, "H. Wendl. *ex* Spruce" qualifies a name that was used informally by Wendland (e.g., on a herbarium label or in a manuscript), but ultimately validated by Spruce. The connective "en" is used whenever the authorship of a taxon name differs from the authorship of the paper or book in which it was published; thus, "H. Wendl., en Spruce" would be used for a taxon validated by Wendland, in a publication authored by Spruce. Because "en" is really part of the bibliographic citation (see below), rather than the authority entry, it is preceded by a comma, and only used for accepted names and their basionyms.

Citas bibliográficas

Para cada género (u ocasionalmente familia), se cita la revisión taxonómica más reciente (en caso de que exista), y a veces otros artículos pertinentes o mencionados en el texto. Esto se hace como servicio a los usuarios. La mención de una revisión no implica necesariamente que el autor del tratamiento en el *Manual* esté de acuerdo con los conceptos taxonómicos de la misma ni que la haya utilizado de alguna manera.

Para todos los nombres específicos e infraespecíficos y sus basónimos (pero no para otros sinónimos), se cita brevemente la publicación original, indicando únicamente la primera página. Las láminas o figuras se citan sólo en el caso de algunas publicaciones (las anteriores a 1908, cuando la descripción escrita comenzó a ser un requisito).

Los títulos de las revistas aparecen en letra normal, según el formato estándar de *B-P-H/S* (Bridson & Smith, 1991). Para las revistas con paginación consecutiva (la gran mayoría), no se da el número. Los títulos de los libros (y de los *exsiccatae*), siempre en *itálicas,* se escriben ya sea completos (referencias taxonómicas y florísticas) o (referencias sobre nomenclatura) en el formato estándar según *TL-2* (Stafleu & Cowan, 1976–1988) y sus suplementos. Cuando existan las dos formas (*B-P-H/S* y *TL-2*) para una obra en particular, generalmente se usa la primera. Sin embargo, la *Flora de Costa Rica* de Standley (1937b–1938b), empastada y clasificada como libro en muchas bibliotecas, siempre se cita (en los encabezados de especies en este *Manual*) según su abreviatura en *TL-2,* "*Fl. of Costa Rica*" (o "*Fl. CR*", para efectos de sinonimia tipo "sensu"; ver antes). La flora de Standley se publicó originalmente en cuatro entregas (números), con paginación consecutiva, de "Publ. Field Mus. Nat. Hist., Bot. Ser. 18:", que es la abreviatura correcta para las bibliotecas que la archivan como periódico (la paginación es idéntica en los dos formatos).

En el caso de las referencias nomenclaturales, hemos intentado dar la fecha real de publicación del nombre (que puede ser diferente de la fecha que aparece en la portada de la publicación). Esta información, para libros y unas cuantas revistas (p. ej., *Linnaea*), proviene principalmente de *TL-2* y sus suplementos. En el caso de *Nova genera et species plantarum* (von Humboldt et al., 1816–1825), una serie publicada en dos versiones distintas generalmente simultáneas, el *Quarto* y el *Folio* (la más rara), se dan ambas paginaciones (en ese orden); cuando no fueron simultáneas, se cita solamente la que se publicó primero.

Sumas de géneros y especies

Para cada familia, se da el número total de géneros y especies en el mundo y en Costa Rica; para cada género, se da el número total de especies en el mundo y en Costa Rica. Las sumas mundiales de táxones frecuentemente son aproximaciones extraídas de la li-

Literature references

The most recent taxonomic revision (if any exist) is cited for each genus (or occasionally, family), sometimes with other pertinent or referenced articles. This feature is provided as a service to the reader. Citation of a revision does not necessarily imply that the author of the *Manual* treatment endorses its taxonomic concepts, or has utilized it in any significant way.

A brief reference to the protologue (original publication) is given for every accepted species and infraspecies name and their basionyms (but not for other synonyms). Only the first page of the protologue is indicated. Plates or figures are cited only for some early publications (prior to 1908, when written descriptions became a requirement).

Journal titles are rendered in ordinary type, in the standard format given in *B-P-H/S* (Bridson & Smith, 1991). Issue numbers are omitted for all journals with consecutive pagination (i.e., the vast majority). Book (and *exsiccatae*) titles, always *italicized,* are either written out in full (for taxonomic and floristic references) or (for nomenclatural references) in the standard format provided by *TL-2* (Stafleu & Cowan, 1976–1988) and its supplements. When both *B-P-H/S* and *TL-2* forms exist for a particular work, the former is generally used. However, Standley's *Flora of Costa Rica* (1937b–1938b), variously bound and filed as a book in many libraries, is consistently referenced in *Manual* species headings according to its *TL-2* abbreviation, "*Fl. of Costa Rica*" (or as "*Fl. CR,*" for the purpose of "sensu" synonymies; see above). Standley's flora was originally published in serial form, as four consecutively paginated issues of "Publ. Field Mus. Nat. Hist., Bot. Ser. 18:," which abbreviation should be heeded in libraries that file this as a periodical (the pagination is identical in the two formats).

Especially in the case of nomenclatural (protologue) references, a special effort has been made to provide actual publication dates (which may differ from dates given on title pages). This information, for books and a few journals (e.g., *Linnaea*), derives mainly from *TL-2* and its supplements. In the case of *Nova genera et species plantarum* (von Humboldt et al., 1816–1825), pagination is generally given for both the *Quarto* edition and the rarer *Folio* edition (in that order); although publication of most names was simultaneous in the two editions, priority is occasionally involved, in which case just the earlier edition is cited.

Genus and species totals

For each family, the total number of genera and species in the world and in Costa Rica is given; for each genus, the total number of species in the world and in Costa Rica is given. The global totals are frequently estimates taken from the literature (e.g., Mabberley, 1997). The Costa Rican totals correspond to the number of taxa accorded full, for-

teratura (p. ej., Mabberley, 1997). En el caso de Costa Rica, las sumas corresponden al número de táxones tratados formalmente en este *Manual*, y no se deben tomar como absolutas. En algunos casos, estas sumas se dividen en táxones nativos y táxones exóticos (donde estos últimos se tratan formalmente). Después de estas sumas, los tratamientos de familias ya publicados en dos floras en proceso se citan (en caso de existir) en forma abreviada, de esta manera: *FC = Flora costaricensis; FM = Flora mesoamericana.*

Claves

Una clave analítica, como las que utilizamos en el *Manual*, es básicamente una lista de propuestas contrastantes o excluyentes que, si se siguen sus pautas, ayuda a identificar algo. En la medida de lo posible, las claves usadas en este *Manual* son artificiales (con énfasis en los caracteres más obvios, no necesariamente los que indican una relación filogenética) y hechas para facilitar la identificación del material fresco. Se le da preferencia a los caracteres vegetativos obvios sobre los detalles técnicos (más difíciles de observar), aunque en algunos grupos (como Orchidaceae) se depende mucho de las características florales. Los aspectos que se notan únicamente en muestras secas, como el color y la textura de las hojas al secarse, se usan poco y principalmente como ayuda adicional.

La identificación de una planta desconocida a nivel de especie puede exigir el uso seguido de las claves para grupos mayores, familias, géneros y especies, siempre en ese orden (descendente en la jerarquía). Si se conoce de antemano alguno de los niveles al que pertenece la planta, se empieza con la clave apropiada para llegar al nivel siguiente. Todas las claves usadas en este *Manual* son dicotómicas y están escalonadas, con sangrías sucesivamente más distantes del margen izquierdo. El procedimiento para usar las claves es el siguiente: el usuario analiza una serie de juegos enumerados (coplas) de dos opciones paralelas, pero contrastantes o excluyentes, y decide, en cada caso, cual de las dos opciones de cada copla calza mejor con la muestra en mano. Las dos opciones de la primera copla se enumeran como 1 y 1′, las de las coplas siguientes como 2 y 2′, 3 y 3′, etc. Después de tomar una decisión, el usuario va a la primera copla acomodada (con sangría) justo debajo de la opción elegida y repite el proceso. Siempre deben leerse bien las dos opciones, para compararlas con la planta. Se continúa de esta manera hasta que, al final de la opción escogida, aparece un nombre (de familia, género o especie) y no hay otras coplas escalonadas abajo. Ocasionalmente aparece una indicación, en vez de un nombre, al final de una opción (p. ej., “Proceda a la copla 37”).

N.B.: A pesar de que el usuario avanza siempre hacia un número más alto, no será necesariamente el presente número + uno. Por ejemplo, si se escoge la opción 1 de la primera copla, la siguiente copla con seguridad será la opción 2; no obstante, si se escoge la opción 1’, la próxima copla podría ser la opción 3 ó un número más alto, según cuantas coplas estén escalonadas debajo de la opción 1. Por otro lado, si la opción 1 lleva directamente a un nombre, entonces la primera copla después de la opción 1′ sí

mal treatment in this *Manual,* and should not be taken as absolute. In some cases, these totals are subdivided into native and exotic taxa (where the latter are fully treated). Following these totals, published family treatments in two major ongoing floras are cited (when available) in shorthand form, as follows: *FC = Flora costaricensis; FM = Flora mesoamericana.*

Keys

An analytic key, like the ones used in the *Manual*, is basically a list of contrasting or excluding propositions that (when followed) help to identify something. To the greatest extent possible, the keys in the *Manual* are artificial (with an emphasis on similarities and differences, rather than relationships) and field-friendly. Obvious vegetative features have been favored over technical details, although in some groups (e.g., Orchidaceae) heavy reliance upon floral characteristics could scarcely be avoided. Features appreciable only on dried specimens (e.g., color and texture of leaves on drying) have been avoided, except occasionally as supplementary characters.

Identification of an unknown plant to species level may require successive use of keys to major groups, families, genera, and species, always in that order (narrowing to lower and lower categories). If any of these categories is already known, the key to that and all higher-order categories may be skipped. All keys in the *Manual* are dichotomous and indented. Use of the keys is straightforward. The user is presented with numbered sets (couplets) of two alternatives (leads) and decides, in each case, which of the two leads better fits the specimen in hand. The two leads of the first couplet are designated as 1 and 1′, those of succeeding couplets as 2 and 2′, 3 and 3′, etc. Having made a decision, the user then moves on to the first couplet nested (indented) below the chosen lead and repeats the procedure. One should always read both options carefully, comparing them with the plant. This is continued until the name of a taxon (family, genus, or species) appears at the end of the chosen lead and there are no additional nested couplets. Occasionally, an instruction, rather than a taxon name, will appear in this situation (e.g., "Proceda a la copla 37").

N.B.: Although the user will always progress to a higher number, it will not necessarily be the present number + 1. For example, if lead 1 is chosen for the first couplet, the next couplet will indeed be couplet 2; however, if lead 1′ is chosen, the next couplet may be couplet 3, or some higher number, depending on how many couplets are nested under lead 1. On the other hand, if lead 1 directly identifies a taxon, then the first couplet under lead 1′ will be couplet 2 after all. The rule is to be guided by the indentations; however, in some very large keys, the indentation may become so extreme that it must be renewed (left-justified) at some point. In that case, both leads of the first couplet in a renewed indentation series will be marked at the beginning with a squiggle (~). For further insight into the construction and use of keys see, e.g., Bell (1968) and Marzocca (1985).

será la copla número 2. La regla es seguir las sangrías (el escalonado); eso sí, en algunas claves con muchos táxones, el escalonado puede llegar a ser tan extremo que en algún momento se deberá reajustar la clave (al margen izquierdo). En tal caso, las dos opciones de la primera copla de una serie reajustada estarán marcadas con una tilde (~). Para indagar más sobre las pautas a seguir en la construcción y uso de las claves, ver p. ej., Bell (1968) y Marzocca (1985).

Descripciones

El propósito de las descripciones del *Manual* es diferenciar, no caracterizar exhaustivamente. Para las familias representadas por un solo género en Costa Rica, no hay una descripción propia de la familia, ya que la descripción del género incluye la descripción de la familia, de manera paralela a las otras familias en el mismo grupo mayor. De igual forma, para los géneros con una sola especie en Costa Rica, la descripción de la especie incluye la del género, de manera paralela con las de los otros géneros de la misma familia. De manera que para las familias con una sola especie en Costa Rica, hay una única descripción combinada: la de la familia y la de la especie. Las descripciones de las especies pueden variar mucho, en tamaño y detalle, de un género a otro, según sea el tamaño del género, qué tan difícil sea distinguir sus especies y las preferencias de los respectivos autores.

Las descripciones siguen el orden convencional, desde las partes basales hasta las apicales, p. ej.: hábito, raíces, tallo, pecíolos, láminas foliares, peciólulos, hojuelas, inflorescencia, pedúnculo, brácteas, pedicelos, flores, cáliz, corola, androceo, gineceo. De hecho, no todas esas estructuras serán mencionadas, y a veces ni siquiera están presentes en todos los casos, y otras podrán ser intercaladas. Se aplican unas pocas abreviaturas en las descripciones a todos los niveles (ver Abreviaturas y símbolos comúnmente usados, en cada volumen de tratamientos). Las medidas de largo por ancho se dan en ese formato, p. ej., "13.7 × 14.3 mm", con la medida de longitud (o altura) siempre primero. En todos los otros casos (medidas de una sola dimensión), cuando no se especifica la dimensión, se toma por "de largo (alto)". En todo el *Manual,* incluso la introducción, se usa el punto (.) para decimales y la coma (,) para separar millares (de 10,000 hacia arriba), como suele hacerse en muchas publicaciones técnicas de esta índole en español (p. ej., *Brenesia, Flora de Nicaragua* y *Flora mesoamericana*).

Dado que la terminología formal de botánica se basa principalmente en el latín, más o menos se entiende en español. De todos modos, se ha hecho un esfuerzo para evitar vocabulario demasiado especializado cuando existen palabras comunes que igualmente sirven; por ejemplo, "tallos huecos" es mejor que "tallos fistulosos". Esperamos poder incluir un glosario de términos botánicos en el volumen final del *Manual.* Mientras tanto, además del clásico e ilustrado Font Quer (1953), se pueden consultar varios glosarios modernos, tales como Moreno (1984), Montiel L. (1994) y Sousa S. et al. (1995), los dos primeros también ilustrados.

Descriptions

Descriptions in the *Manual* are intended to distinguish, not characterize exhaustively. Family descriptions are omitted for monogeneric families, or families with but a single genus represented in Costa Rica. In such cases, the genus description is expanded to be parallel with other family descriptions in the volume. Similarly, genus descriptions are omitted for monotypic genera, or genera with but a single species represented in Costa Rica, and the species description is expanded to be parallel with the other genus descriptions in the same family. For monospecific families, or those with a single species in Costa Rica, both family and genus descriptions are omitted, and the species description is made parallel with other family descriptions in the volume. Species descriptions may vary greatly in length and detail from one genus to the next, according to the size of the genus, the difficulty of distinguishing species, and the preferences of contributors.

Descriptions follow the conventional proximal-to-distal order, i.e., habit, roots, stem, petioles, leaf-blades, petiolules, leaflets, inflorescence, peduncle, bracts, pedicels, flowers, calyx, corolla, androecium, gynoecium (though not all of these features will be mentioned, or even present, in every case, and other features may be intercalated). A few standard abbreviations are employed in descriptions at all ranks (see Abreviaturas y símbolos comúnmente usados, in each treatment volume). Length × width measurements are given in that format, e.g., "13.7 × 14.3 mm," with the length (or height) measurement always given first. Otherwise, if "length (height)" or "width" is not specified, the former may be assumed in all cases.

Formal botanical terminology is derived mostly from Latin, so will often be understood by native Spanish speakers. Nonetheless, an effort has been made to avoid arcane terminology where possible in the *Manual;* thus, "tallos huecos" would be preferred over "tallos fistulosos." A glossary of botanical terms is planned for the final volume of the *Manual.* In the meantime, in addition to the classical, illustrated Font Quer (1953), readers are encouraged to consult Sousa S. et al. (1995), or better yet Moreno (1984) or Montiel L. (1994), which are also illustrated.

Distribution and phenology

For families and genera, only general geographic distribution is routinely given, by country, continent, or some even broader term (e.g., "Neotrop.," "Pantrop.," "Cosmopolita"). For species, several additional parameters are addressed, following the description, always in the following sequence and punctuation:

Habitat, elevational range within Costa Rica; geographic range within Costa Rica. Flowering phenology in Costa Rica. Overall geographic range.

Habitat descriptions roughly follow the Holdridge life-zone system (see Tosi, 1969, for a map; Hartshorn, 1983, for an explanation), omitting the word "tropical" and all

Distribución y fenología

En el caso de las familias y los géneros, sólo se ofrece la distribución muy general, por país, continente o incluso por una región más amplia, como "Neotrop.", "Pantrop." o "Cosmopolita". En el caso de las especies, después de la descripción en un párrafo aparte, se toman en cuenta varios parámetros adicionales, siempre con el siguiente orden y puntuación:

Hábitat, rango de elevación dentro de Costa Rica; rango geográfico dentro de Costa Rica. Meses de floración en Costa Rica. Rango geográfico completo.

Las descripciones del hábitat siguen de manera flexible el sistema de zonas de vida de Holdridge (ver Tosi, 1969, para un mapa; y Hartshorn, 1983, para una explicación), con la eliminación de la palabra "tropical" y todo tipo de calificador altitudinal. Se utilizan cinco descriptores para incluir desde los hábitats más secos hasta los más húmedos (en este orden): bosque seco, bosque húmedo, bosque muy húmedo, bosque pluvial y páramo. El *bosque seco* se encuentra únicamente en las bajuras de Guanacaste, en el extremo norte de la costa pacífica, especialmente en la cuenca del Río Tempisque. El *bosque húmedo* y el *bosque muy húmedo* se encuentran en muchas partes del país, principalmente en las bajuras; el primero está mejor representado en la Península de Nicoya, la Llanura de Los Guatusos (los alrededores de Caño Negro y Los Chiles) y las partes bajas de los valles Central y de General, mientras que el *bosque muy húmedo* predomina en las llanuras de Sarapiquí, San Carlos y Tortuguero, los alrededores del Parque Nacional Carara y la región de Golfo Dulce. El *bosque pluvial* se destaca en las principales cordilleras, incluyendo el Cerro Turrubares y la Fila Costeña, principalmente por encima de 1000 m en la vertiente del Pacífico, pero bajando en la vertiente del Caribe hasta por lo menos 800 m. El *páramo* se encuentra solamente en los picos más altos de las Cordilleras Central y de Talamanca, por encima de ca. 3000 m. Para más información sobre las zonas de vida, ver el capítulo sobre Vegetación.

Los sumarios de distribución en el *Manual* ocasionalmente emplean calificaciones de hábitat que no están bien definidas. Usualmente se refieren a ciertos aspectos del bosque pluvial, incluyendo (más o menos en orden de elevación ascendente) bosque nuboso, bosque de roble y bosque enano. También a veces se aplican varias calificaciones más específicas, como potreros, matorrales y lagunas.

Los rangos de elevación, expresados siempre en metros (m), se redondean a los 50 m más cercanos (hacia arriba en el extremo alto, hacia abajo en el extremo bajo).

En Costa Rica, los rangos geográficos se formulan principalmente en términos de topografía, y no por las principales entidades políticas (provincias). Lo cierto es que las provincias son casi tan heterogéneas como el país entero, en cuanto a las características importantes para la distribución de las plantas. Una presentación típica podría leerse así: "N vert. Carib., Llanuras de Los Guatusos y de Tortuguero, vert. Pac. Cord. de Guanacaste, desde P.N. La Cangreja al S". La norma general es dividir en vertientes, destacar las ocurrencias a lo largo de las cordilleras principales, y luego entre

altitudinal qualifiers. Five major descriptors have been utilized; from driest to wettest, these are: dry forest (bosque seco), moist forest (bosque húmedo), wet forest (bosque muy húmedo), rain forest (bosque pluvial), and paramo (páramo). *Bosque seco* occurs only in the Guanacaste lowlands of the north Pacific coast, particularly in the Río Tempisque basin. *Bosque húmedo* and *bosque muy húmedo* are scattered throughout the country, mostly in the lowlands; the former is best represented on the Nicoya Peninsula and in the Llanura de Los Guatusos (vicinity of Caño Negro and Los Chiles) and the lower portions of the Central and General Valleys, while *bosque muy húmedo* is characteristic of the Llanuras de Sarapiquí and Tortuguero, the area about Carara National Park, and the Golfo Dulce region. *Bosque pluvial* occupies all the main cordilleras, including Cerro Turrubares and the Pacific Fila Costeña, generally above 1000 m elevation on the Pacific slope, but descending to at least 800 m on the Caribbean slope. *Páramo* occurs only on the highest summits of the Cordilleras Central and de Talamanca, mostly above 3000 m. For more information on the Holdridge life zones, see the Vegetation chapter.

Manual habitat summaries occasionally employ several more vaguely defined secondary descriptors, which are actually just different aspects of (usually) bosque pluvial. These include (in roughly ascending elevational sequence) cloud forest (bosque nuboso), oak forest (bosque de roble), and elfin or dwarf forest (bosque enano). Various narrower habitat qualifiers may also be added, e.g., pastures (potreros), scrublands (matorrales), or ponds (lagunas).

Upward and downward elevational limits, always in meters (m), are generally rounded up or down (respectively) to the nearest 50 m.

Geographic range within Costa Rica is expressed mainly in terms of topographic features rather than major political units (provinces), each one of the latter being nearly as heterogeneous, for features important to plant distribution, as the entire country. A typical description might read: "N vert. Carib., Llanuras de Los Guatusos y de Tortuguero, vert. Pac. Cord. de Guanacaste, desde P.N. La Cangreja al S." The general rule is to divide between the two slopes, indicate the distribution along the principal cordilleras, then among other prominent topographic features, all more or less from north to south. For a clearer understanding of Costa Rican geography, the reader is referred to the maps on the inside covers and the sections on Political geography and Physical geography, in the chapter on The physical environment. For standard abbreviations used in the descriptions of geographic distribution, see Abreviaturas y símbolos comúnmente usados, in each treatment volume. A note on national parks and reserves: the status of these entities is constantly being changed. For example, Tapantí National Park [P.N.] used to be Tapantí Biological Reserve [R.B.], and both Carara R.B. and the La Cangreja Protection Zone [Z.P.] were recently elevated to P.N. status (the latter after the publication of *Manual* Vol. II). While the *Manual* has made every effort to keep abreast of these changes, some errors and inconsistencies are inevitable. As for the names themselves, our source for all geographic features has been the maps of the Instituto Geográfico Nacional; we

otras prominencias topográficas, todo más o menos en dirección norte a sur. En las secciones sobre Geografía política y Geografía física del capítulo sobre El ambiente físico, se aclara y se describe la geografía de Costa Rica con más detalle (también véase los mapas de las páginas interiores de las portadas delanteras y traseras). Las abreviaturas usadas en estas frases se explican en Abreviaturas y símbolos comúnmente usados, en cada volumen de tratamientos. Con relación a los parques nacionales y las reservas, hay que destacar que el estatus de estas entidades se modifica a menudo; por ejemplo, el Parque Nacional [P.N.] Tapantí antes era Reserva Biológica [R.B.] Tapantí, y R.B. Carara y Zona Protectora [Z.P.] La Cangreja ambas se elevaron a P.N. (la última después de la publicación del Vol. II del *Manual*). Este *Manual* ha intentado mantenerse al día con estos cambios; sin embargo, puede ser que hayan quedado algunos errores. En cuanto a los nombres mismos de todos los rasgos geográficos, nuestra fuente principal son los mapas del Instituto Geográfico Nacional; siempre ponemos en mayúscula Isla, Río, Valle, Volcán, etcétera, cuando así salen nombrados en los mapas. Para datos (p. ej., coordenadas geográficas y elevación) sobre localidades específicas, consultar el diccionario de localidades del *Manual* en:

http://www.mobot.org/MOBOT/Research/costaricagaz.shtml

Otras compilaciones de localidades en Costa Rica se encuentran en Durand (1891), Pittier (1893), Noriega (1904), Carriker (1910), Bartram (1928), Dodge (1933) y León (2003).

La información sobre fenología floral en el *Manual* se basa principalmente en muestras de herbario. Sin embargo, muchas especies se conocen de sólo una o muy pocas muestras; por lo tanto, "Fl. may., jun." significa que la especie se ha recolectado con flores durante esos meses, pero que no necesariamente florece sólo en esa época. Para especies raras que no se conocen con flores en Costa Rica, puede ser que se indique la fenología de los frutos: p. ej., "Fl.(?); fr. mar., jul."; o la fenología de las flores de un país vecino: "Fl. may. (Pan.)"; o de las plantas cultivadas en Costa Rica: "Fl. jun., jul. (cult.)". La fenología de individuos "forzados" a florecer en invernaderos, o cultivados así en otros países bajo regímenes estacionales muy ajenos, no se toma en cuenta.

La distribución geográfica completa también se da más o menos en dirección norte a sur, con la palabra "ENDÉMICA" para aquellas especies que, hasta donde sabemos, no se conocen fuera de Costa Rica. En este *Manual* se hace un uso muy estricto del concepto de endemismo, basado siempre en muestras. Por lo tanto, expresiones (en manuscritos) como "CR y posiblemente O Pan." se cambiaron simplemente por "ENDÉMICA". Lo del endemismo siempre debe ser una mera hipótesis, fácil de derrumbar; durante la preparación de los primeros volúmenes del *Manual*, numerosas especies antes elogiadas como endémicas (especialmente en Orchidaceae) tuvieron que eliminarse de la lista de especies endémicas porque se encontraron colecciones de países vecinos. Por lo mismo, la posibilidad de que las especies reportadas en este *Manual* como endémicas se encontraran fuera del país se puede evaluar según su distribución dentro de Costa Rica.

capitalize Isla, Río, Valle, Volcán, etc., according to that usage. For data (including geographic coordinates and elevation) on specific localities, consult the *Manual* gazetteer at:

http://www.mobot.org/MOBOT/Research/costaricagaz.shtml

Other useful compendia of Costa Rican localities can be found in Durand (1891), Pittier (1893), Noriega (1904), Carriker (1910), Bartram (1928), Dodge (1933), and León (2003).

Information on flowering phenology in the *Manual* is mostly based on actual data (usually from herbarium specimens), and is not to be taken literally. Many species are known from just one or a few Costa Rican specimens. Thus, "Fl. may., jun." means that a particular species has been found in flower during the indicated months, but does not necessarily imply that flowering is restricted to those months. For rare species that have not been collected in flower in Costa Rica, fruiting phenology may instead be indicated: e.g., "Fl.(?); fr. mar., jul."; or else, flowering phenology from a neighboring country: "Fl. may. (Pan.); or, flowering phenology of specimens cultivated in Costa Rica: "Fl. jun., jul. (cult.)." Flowering dates for plants brought to flower outside Costa Rica, or otherwise forced under cultivation, are not considered.

Overall geographic range (beyond Costa Rica) is expressed roughly in a north-to-south manner, with "ENDÉMICA" used for species that have never (to our knowledge) been collected outside Costa Rica. The *Manual* takes a hard line on the concept of endemism, preferring facts to speculation. Thus, manuscript expressions such as "CR and probably O Pan." were changed to simply "ENDÉMICA," on the grounds that endemism is hypothetical under any circumstances. In the same vein, all species presently flagged as "ENDÉMICA" are subject to lose that status in the future, as collections continue to accrue from neighboring countries; indeed, numerous ostensible Costa Rican endemics (especially in Orchidaceae) had to be declassified as such during the preparation of our monocot volumes. The likelihood that plant species presently qualifying as Costa Rican endemics may eventually be found elsewhere can be evaluated on the basis of their known distribution within Costa Rica.

Voucher citation

For every species treated formally, a voucher specimen collected in Costa Rica is cited. This is, indeed, a condition for inclusion in the *Manual:* species not vouchered from Costa Rica have been excluded, even though they may be known from near the border or in both Nicaragua and Panama. We are aware of many species that have been attributed to Costa Rica in an offhand manner (without citation of vouchers) by other regional floras, but of which we have no record. These are omitted from the *Manual,*

Testigos

Para cada especie que se presenta formalmente, se cita una muestra de herbario recolectada en Costa Rica. De hecho, esto es una regla ya que, con pocas excepciones, no se incluyen especies sin testigo de Costa Rica, aunque sean conocidas de las cercanías de la frontera o en Nicaragua y Panamá. Conocemos muchos casos de floras regionales que le atribuyen a Costa Rica, sin citar muestras, especies para las cuales no conocemos testigos. En el *Manual* ese mismo tipo de error, con respecto a otros países, existirá; sin embargo, en cuanto a Costa Rica se requiere la documentación.

Generalmente citamos sólo una muestra de herbario, aunque dos o más pueden citarse en algunos casos de especies muy raras que se conocen de pocos ejemplares. Le damos preferencia a las recolecciones modernas, depositadas en por lo menos uno de los herbarios de Costa Rica (por lo general CR, INB o USJ). Los herbarios se indican según el *Index herbariorum* (Holmgren et al., 1990; ver también **http://www.nybg.org/bsci/ih/**). Rara vez en el *Manual,* sólo una ilustración o fotografía de un tipo perdido podría ser citada. Siempre se incluyen las especies aceptadas basadas en una muestra tipo atribuida a Costa Rica, aunque el tipo sea el único registro para el país y sea una ilustración, o una muestra perdida (o de origen dudoso). Esta política (que rige principalmente para las orquídeas) a veces se amplía aún más, para admitir especies con base en datos no del tipo sino de otras ilustraciones o muestras perdidas, fidedignamente identificadas; ver, p. ej., *Dresslerella stellaris* (Orchidaceae).

El propósito de citar testigos es autenticar la ocurrencia de las entidades en Costa Rica y establecer los nombres tal y como han sido aplicados por los diferentes autores del *Manual.* Los datos de muestras adicionales se pueden buscar, p. ej., en Internet en:

http://www.inbio.ac.cr/bims/PLANTAE.html

Un buscador más poderoso, que ofrece búsquedas por nombre y número de recolector, además de varios parámetros geográficos, taxonómicos y morfológicos, se encuentra en:

http://atta.inbio.ac.cr/

Estos sitios, derivados de la base de datos ATTA del INBio, presentan más de 120,000 registros de plantas (heredados en parte de la base de datos original del proyecto de este *Manual*). El buscador de ATTA también hace ligas con las páginas de especies (UBI) del INBio.

La base de datos TROPICOS del Jardín Botánico de Missouri (que en parte se traslapa con ATTA) se puede consultar en:

http://mobot.mobot.org/W3T/Search/vast.html

TROPICOS ofrece búsquedas por género y especie, así como por nombre y número de recolector.

Los dos sitios presentan mapas que indican la distribución de las especies.

often without comment. Summaries of overall geographic range in local floras are frequently not authoritative, and may perpetuate early misidentifications or taxonomic misconceptions. Although the *Manual* inevitably harbors these same kinds of errors (with regard to other countries) in its general distribution statements, we have insisted upon explicit documentation where Costa Rica is concerned.

Usually just one voucher is cited, although two or more are occasionally cited for very rare species known from just a few collections. An effort has been made to cite modern collections duplicated in at least one Costa Rican herbarium (usually CR, INB, or USJ). Herbaria are designated by acronyms according to *Index herbariorum* (Holmgren et al., 1990; see also **http://www.nybg.org/bsci/ih/**). Rarely, only a type illustration or a photograph of a lost type could be cited. All accepted species with a type attributed to Costa Rica are treated in full, even if the type is the only Costa Rican record and is an illustration, or a specimen that is no longer extant (or if the attribution is dubious). This policy (which comes into play mostly for orchids) has occasionally been stretched even further, to admit species on the basis of such records that do not involve types, but other authoritatively identified illustrations or lost specimens; see, e.g., *Dresslerella stellaris* (Orchidaceae).

Citation of vouchers in the *Manual* is intended to authenticate the occurrence of taxa in Costa Rica, and also to fix the application of names by contributors. Supplemental specimen data for accepted species can be sought elsewhere, for example, on the Internet at:

http://www.inbio.ac.cr/bims/PLANTAE.html

A more powerful search engine, giving access via collector name and collection number as well as numerous geographic, taxonomic, and specimen or species attributes, is available at:

http://atta.inbio.ac.cr/

These sites, derived from INBio's ATTA database, display more than 120,000 plant records (inherited, in part, from the original database of the *Manual* project). The ATTA search engine also features active links to INBio's species pages (UBIs), for those species having such pages.

The Missouri Botanical Garden's much larger TROPICOS database (which partly overlaps with the INBio database) may be consulted at:

http://mobot.mobot.org/W3T/Search/vast.html

TROPICOS can be searched by genus and species, as well as collector name and number.

Both the first- and last-mentioned sites feature map-making capability.

Notas

Después de cada descripción de familia, género y especie sigue una discusión breve. El objetivo principal de estas notas es presentar una "pista" para reconocer el taxon que se tiene en la mano y contrastarlo (cuando sea apropiado) con otro u otros con los que se pudiera confundir. Además, especies que se pueden esperar para Costa Rica (como las que tienen una amplia distribución en países vecinos), y especies exóticas que no se cultivan a gran escala, se pueden mencionar en las notas del género (o de la familia, en el caso de géneros que no se tratan por aparte). Los táxones infraespecíficos que ocurren en Costa Rica se destacan brevemente en las notas de las especies. Los usos populares contemporáneos de las plantas también pueden estar incluidos en las notas. Pittier (1957) es la fuente principal de los usos populares de las plantas en Costa Rica, pero ver también: Núñez M., 1978; Ocampo S. & Maffioli, 1985; Sarkís & Campos, 1985; León, 1987; Gagini, 1989; Acuña & Rivera, 1990; Carpio M., 1992; Montiel L., 1998; Baraona C., 2000; León & Poveda Á., 2000; Rodríguez N., 2000; Arce et al., 2001; Segleau E., 2001; Jiménez M. et al., 2002; etc. Finalmente, las notas pueden incluir información variada, especialmente de índole ecológica o de conservación. Para profundizar más en temas de historia natural y ecología ver, p. ej., Janzen (1983, 1991), McDade et al. (1994) y Nadkarni & Wheelwright (2000).

Ilustraciones

Se incluye una ilustración para al menos una especie de casi todos los géneros nativos o naturalizados tratados formalmente en el *Manual.* En el caso de géneros morfológicamente muy diversos, como *Anthurium* (Araceae), puede ser que aparezca ilustrada más de una especie. En general, las ilustraciones hechas específicamente para el *Manual* se basan en muestras de Costa Rica, incluyendo material en alcohol, fotografías o plantas vivas, junto con las descripciones e instrucciones facilitadas por los especialistas en cada familia. Cada ilustración generalmente incluye el hábito y detalles de la flor y/o el fruto (y rara vez de otros órganos, cuando el especialista lo crea necesario).

Discussions

Each family, genus, and species description in the *Manual* is followed by a brief discussion. The principal agenda of these discussions is to provide a "diagnostic shortcut" for recognizing the taxon involved and (where appropriate) contrast it with other, confusable taxa. In addition, species of hypothetical occurrence (e.g., widespread species collected in adjacent countries) and exotics cultivated on a limited scale may be mentioned in genus discussions (or family discussions, in the case of genera not otherwise dealt with). Infraspecific taxa occurring in Costa Rica are enumerated and briefly characterized in the species discussions. Known plant uses may also be reported in the species discussions (unless they are general throughout the genus or family). Pittier (1957) is the primary source for information on local uses of plants in Costa Rica, but see also: Núñez M., 1978; Ocampo S. & Maffioli, 1985; Sarkís & Campos, 1985; León, 1987; Gagini, 1989; Acuña & Rivera, 1990; Carpio M., 1992; Montiel L., 1998; Baraona C., 2000; León & Poveda Á., 2000; Rodríguez N., 2000; Arce et al., 2001; Segleau E., 2001; Jiménez M. et al., 2002; etc. Only the most important, contemporary uses are generally mentioned in the *Manual.* Finally, the discussions may present miscellaneous information, especially of ecological or conservation interest. More extensive information on natural history and ecology of selected plant species should be sought elsewhere, especially Janzen (1983, 1991), McDade et al. (1994), and Nadkarni & Wheelwright (2000).

Illustrations

An illustration is provided for at least one species of virtually every native or naturalized genus treated fully in the *Manual.* In the case of morphologically highly diverse genera, such as *Anthurium* (Araceae), more than one species may be illustrated. For the most part, the illustrations done specifically for the *Manual* are based on Costa Rican specimens, pickled material, photographs, or occasionally on live material, in conjunction with descriptions and instructions provided by specialists in the particular families. Generally speaking, each illustration includes habit and details of flowers and/or fruits (and rarely of other organs, where deemed essential by the specialist).

Literatura citada

Acevedo, H., J. Bustamante, L. Paniagua & R. Chaves. 2002. *Ecosistemas de la cuenca hidrográfica del Río Savegre, Costa Rica*. Edit. INBio.

Acosta, L. G. 1998. *Análisis de la composición florística y estructura para la vegetación del piso basal de la Zona Protectora La Cangreja, Mastatal de Puriscal.* Informe de práctica inéd. (Inst. Tecnol. Costa Rica).

Acuña, L. & G. Rivera. 1990. *Plantas tintóreas y otros colorantes de Costa Rica.* Edit. Tecnol. Costa Rica.

Adams, C. D. 1992. Eleven new species, a new variety, and a new varietal combination in the fern genera *Asplenium* and *Diplazium* in Central America. Novon 2: 290–298.

Alfaro, A. 1888. Lista de las plantas encontradas hasta ahora en Costa Rica y en los territorios limítrofes, extractada de la "Biologia Centrali-Americana". Anales Mus. Nac. Costa Rica 1: 1–101.

Alfaro, E. 2003. *Plantas comunes del Parque Nacional Chirripó/Costa Rica/Common plants of Chirripó National Park.* 2. ed. Edit. INBio.

——— & B. Gamboa. 1999. *Plantas comunes del Parque Nacional Chirripó.* 1. ed. Edit. INBio.

Allen, P. H. 1956. *The rain forests of Golfo Dulce.* Univ. Florida Press.

Anderson, R. & S. Mori. 1967. A preliminary investigation of *Raphia* palm swamps, Puerto Viejo, Costa Rica. Turrialba 17: 221–224.

Arce, H. G., L. A. Sánchez, J. Slaa, P. E. Sánchez-Vindas, A. Ortiz M., J. W. van Veen & M. J. Sommeijer. 2001. *Árboles melíferos nativos de Mesoamérica.* Herb. Juvenal Valerio Rodríguez.

Atwood, J. T. 1988. Orchidaceae. *En* R. L. Wilbur (ed.), *The vascular flora of La Selva Biological Station, Costa Rica.* Selbyana 10: 76–145.

———. 2000. Appendix 3. Orchids of Monteverde. Pp. 523–527 *en,* N. M. Nadkarni & N. T. Wheelwright (eds.), *Monteverde: ecology and conservation of a tropical cloud forest.* Oxford Univ. Press.

Azema, J. & J. Tournon. 1980. La Península de Santa Elena, Costa Rica: un massif ultrabasique charrié en marge pacifique de l'Amérique centrale. Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci., Sér. D, 290: 9–12.

Balick, M. J., M. H. Nee & D. E. Atha. 2000. Checklist of the vascular plants of Belize with common names and uses. Mem. New York Bot. Gard. 85: 1–246.

Baraona C., M. 2000. *Jocote, anona y cas: tres frutas campesinas de América.* Edit. Univ. Nac.

Barbour, W. R. 1943. The oak forests of Costa Rica. Trop. Woods 75: 1–4.

Barquero, H. 1982. *José María Orozco.* Minist. Cult., Juventud & Deportes.

Bartram, E. B. 1928. Costa Rican mosses collected by Paul C. Standley in 1924–1926. Contr. U. S. Natl. Herb. 26: 51–114.

Bawa, K.S., H. Kang & M. H. Grayum. 2003. Relationships among time, frequency, and duration of flowering in tropical rain forest trees. Amer. J. Bot. 90: 877–887.

Belcher, E. 1843. *Narrative of a voyage around the world, performed in Her Majesty's Ship Sulphur, during the years 1836–1842. Vol. 1.* Henry Colburn.

Beletsky, L. 1998. *The ecotravellers' wildlife guide to Costa Rica.* Academic Press.

Bell, R. C. 1968. *Variación y clasificación de las plantas.* Herrero Hnos. Sucesores.

Bermúdez M., M. 2002. In memoriam: Dr. Luis Alberto Fournier Origgi; 16 de noviembre de 1935–5 de julio de 2002. Brenesia 57-58: 5–6.

Bernecker-Lücking, A. 2000. Epiphyllous bryophytes from Cocos Island, Costa Rica. Ecotropica 6: 55–69.

Berry, P. E., G. Aymard & G. A. Romero. 1997. *Copaifera camibar* (Caesalpiniaceae), a useful and locally common, but previously unreported species in Venezuela. BioLlania, Ed. Espec. 6: 275–279.

Biolley, P. 1902. *Bibliografía: obras publicadas en el extranjero acerca de la República de Costa Rica en el siglo XIX.* Tipografía Nac.

Blaser, J. & M. Camacho. 1991. *Estructura, composición y aspectos silviculturales de un bosque de roble (*Quercus *spp.) del piso montano en Costa Rica.* Informe técnico no. 185. CATIE.

Boyle, B. L. 1996. *Changes on altitudinal and latitudinal gradients in neotropical montane forests.* Tesis doctorada inéd., Washington Univ., St. Louis, MO, EUA.

Boza, M. A. & J. H. Cevo. 2001. *Parques nacionales y otras áreas protegidas/Costa Rica/ National parks and other protected areas.* Ediciones San Marcos.

Brako, L. & J. Zarucchi. 1993. Catalogue of the flowering plants and gymnosperms of Peru/ Catálogo de las angiospermas y gimnospermas del Perú. Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard. 45: 1–1328.

Bridson, G. D. R. & E. R. Smith. 1991. *Botanico-periodicum-huntianum/Supplementum.* Hunt Inst. Bot. Doc.

Brummitt, R. K. & C. E. Powell. 1992. *Authors of plant names.* Roy. Bot. Gard.

Bullock, S. H. 1981. Notes on the phenology of inflorescences and pollination of some rain forest palms in Costa Rica. Principes 25: 101–105.

Bumby, M. J. 1982. A survey of aquatic macrophytes and chemical qualities of nineteen locations in Costa Rica. Brenesia 19/20: 487–535.

Burger, W. 1971. Piperaceae. Pp. 5–227 *en,* W. Burger (ed.), *Flora costaricensis.* Fieldiana, Bot. 35: 1–227.

——— (ed.). 1971–2000. *Flora costaricensis.* Fieldiana, Bot. 35, 40; n. s., 4, 13, 18, 23, 28, 33, 36, 39–41.

———. 1985. Why are there so many kinds of flowering plants in Costa Rica? Pp. 125–136 *en,* W. G. D'Arcy & M. D. Correa A. (eds.), *The botany and natural history of Panama/La botánica e historia natural de Panamá.* Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard. 10: 1–455.

———. 1988. A new genus of Lauraceae from Costa Rica, with comments on problems of generic and specific delimitation within the family. Brittonia 40: 275–282.

———. 1995. Montane species-limits in Costa Rica and evidence for local speciation on alti-

tudinal gradients. Pp. 127–133 *en,* S. P. Churchill, H. Balslev, E. Forero & J. L. Luteyn (eds.), *Biodiversity and conservation of neotropical montane forests.* New York Bot. Gard.

——— & H. van der Werff. 1990. Lauraceae. Pp. 1–129 *en,* W. Burger (ed.), *Flora costaricensis.* Fieldiana, Bot. n. s., 23: 1–138.

Burlingame, L. J. 2002. Evolution of the Organization for Tropical Studies. Revista Biol. Trop. 50: 439–472.

Burnham, R. J. & A. Graham. 1999. The history of neotropical vegetation: new developments and status. Ann. Missouri Bot. Gard. 86: 546–589.

Calderón, S. 1963. Expediciones en América Central, 1925–26. Pp. 54–59 *en,* L. O. Williams (ed.), *Homage to Standley.* Chicago Nat. Hist. Mus.

Carmiol C., F. 1973. Apuntes para la biografía de don Julián Carmiol G. Revista Agric. (San José) 45: 3–5.

Carpio M., I. M. 1992. *Maderas de Costa Rica: 150 especies forestales.* Edit. Univ. Costa Rica.

Carriker, M. A., Jr. 1910. An annotated list of the birds of Costa Rica including Cocos Island. Ann. Carnegie Mus. 6: 314–951.

Cascante M., A. & A. Estrada Ch. 1999. Lista con anotaciones de la flora vascular de la Zona Protectora El Rodeo, Costa Rica (un Bosque Húmedo Premontano del Valle Central). Brenesia 51: 1–44.

——— & ———. 2001. Composición florística y estructura de un bosque húmedo premontano en el Valle Central de Costa Rica. Revista Biol. Trop. 49: 213–225.

Castillo-Muñoz, R. 1983. Geology. Pp. 47–62 *en,* D. H. Janzen (ed.), *Costa Rican natural history.* Univ. Chicago Press.

Chacón, I. & N. Zamora. 1988[‘1986’]. *Acoelorraphe wrightii* (Palmae): un nuevo registro para la flora costarricense. Brenesia 25-26: 305.

Chavarría, U., J. González & N. Zamora. 2001. *Árboles comunes del Parque Nacional Palo Verde/Costa Rica/Common trees of Palo Verde National Park.* Edit. INBio.

Chaves Q., A. C. (coord. gen.). 1988. *Inventario biológico de la Zona Norte.* Informe final inéd. (Organ. Estud. Trop.).

Chazdon, R. L. 1989[‘1987’]. The palm flora of Braulio Carrillo National Park, Costa Rica. Brenesia 28: 107–116.

Chinchilla V., E. 1987. *Atlas cantonal de Costa Rica.* Inst. Fomento & Asesoría Munic.

Clark, D. A. 1998. Deciphering landscape mosaics of neotropical trees: GIS and systematic sampling provide new views of tropical rainforest diversity. Ann. Missouri Bot. Gard. 85: 18–33.

Clark, K. L., R. O. Lawton & P. R. Butler. 2000. The physical environment. Pp. 15–38 *en,* N. M. Nadkarni & N. T. Wheelwright (eds.), *Monteverde: ecology and conservation of a tropical cloud forest.* Oxford Univ. Press.

Clark, L. G. 1989. Systematics of *Chusquea* section *Swallenochloa,* section *Verticillatae,* section *Serpentes,* and section *Longifoliae* (Poaceae-Bambusoideae). Syst. Bot. Monogr. 27: 1–127.

——— & R. H. March. 2000. *Chusquea costaricensis,* a new species of *Chusquea* sect. *Swallenochloa* (Poaceae: Bambusoideae). Bamboo Sci. & Cult. 14: 4–9.

Cleef, A. M. & A. Chaverri P. 1992. Phytogeography of the páramo flora of Cordillera de Talamanca, Costa Rica. Pp. 45–60 *en,* H. Balslev & J. L. Lutyen (eds.), *Páramo: an Andean ecosystem under human influence.* Academic Press.

Coen, E. 1983. Climate. Pp. 35–46 *en,* D. H. Janzen (ed.), *Costa Rican natural history.* Univ. Chicago Press.

Colwell, R. K. & G. C. Hurtt. 1994. Nonbiological gradients in species richness and a spurious Rapoport effect. Amer. Naturalist 144: 570–595.

Conejo G., A. 1972. *Materiales para una bio-bibliografía del Dr. Pittier Dormond.* Tesis de licenciatura inéd., Univ. Costa Rica, San Pedro.

———. 1975. *Henri Pittier.* Minist. Cult., Juventud & Deportes.

Croat, T. B. 1978. *Flora of Barro Colorado Island.* Stanford Univ. Press.

———. 1981. Phytogeographical survey of the Burica Peninsula of Panama and Costa Rica. Res. Rep. Natl. Geogr. Soc. 13: 187–189.

Cronquist, A. 1981. *An integrated system of classification of flowering plants.* Columbia Univ. Press.

Crow, G. E. 1993. Species diversity in aquatic angiosperms: latitudinal patterns. Aquatic Bot. 44: 229–258.

———. 2002. *Plantas acuáticas del Parque Nacional Palo Verde y el valle del río Tempisque/ Costa Rica/Aquatic plants of Palo Verde National Park and the Tempisque river valley.* Edit. INBio.

——— & D. I. Rivera. 1986. Aquatic vascular plants of Palo Verde National Park, Costa Rica. Uniciencia 3(1–2): 71–78.

———,——— & C. Charpentier. 1987. Aquatic vascular plants of two Costa Rican ponds. Selbyana 10: 31–35.

CSI-SINAC (Componente Sistemas de Información-SINAC). 2002. *Costa Rica/Áreas protegidas y áreas de conservación/Protected wildlands and conservation areas.* Edit. INBio. [Mapa].

Dahlgren, R. M. T., H. T. Clifford & P. F. Yeo. 1985. *The families of the monocotyledons.* Springer-Verlag.

Dampier, W. 1927. *A new voyage round the world.* Argonaut Press.

Daubenmire, R. 1972. Phenology and other characteristics of tropical semi-deciduous forests in NW Costa Rica. J. Ecol. 60: 147–170.

Dauphin, G. 1999. Bryophytes of Cocos Island, Costa Rica: diversity, biogeography and ecology. Revista Biol. Trop. 47: 309–328.

Davidse, G. & R. W. Pohl. 1994. 262. Poaceae. Pp. 184–402 *en,* G. Davidse, M. Sousa S. & A. O. Chater (eds. gen.), *Flora mesoamericana. Vol. 6. Alismataceae a Cyperaceae.* Univ. Nac. Autón. México/Missouri Bot. Gard./The Natural Hist. Mus. (London).

———, M. Sousa S. & A. O. Chater (eds. gen.). 1994. *Flora mesoamericana. Vol. 6. Alismataceae a Cyperaceae.* Univ. Nac. Autón. México/Missouri Bot. Gard./The Natural Hist. Mus. (London).

Delgado, D., B. Finegan, N. Zamora & P. Meir. 1997. *Efectos del aprovechamiento forestal y el tratamiento silvicultural en un bosque tropical húmedo del noreste de Costa Rica: cambios en la riqueza y composición de la vegetación.* Informe técnico no. 298. CATIE.

DeVries, P. J. 1987. *The butterflies of Costa Rica and their natural history; Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae.* Princeton Univ. Press.

De Wever, P., J. Azema, J. Tournon & A. Desmet. 1985. Découverte de matériel océanique du Lias-Dogger inférieur dans la péninsule de Santa Elena (Costa Rica, Amérique Centrale). Compt. Rend. Acad. Sci. Paris, Sér. 2, 300: 759–764.

Dodge, C. W. 1930. Farlow Herbarium Expedition to Costa Rica. Harvard Alumni Bull. 33: 68–73.

———. 1933. The foliose and fruticose lichens of Costa Rica. I. Ann. Missouri Bot. Gard. 20: 373–467.

Dressler, R. L. 1993. *Field guide to the orchids of Costa Rica and Panama.* Comstock Publ. Assoc.

Durand, T. 1891. Quelques mots sur les *Plantae costaricenses exsiccatae. En* T. Durand & H. Pittier (eds.), *Primitiae florae costaricensis. Vol. 1.* Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique 30(1): 41–48.

——— & H. Pittier. 1891a–1896. *Primitiae florae costaricensis. Vol. 1.* Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique 30(1): 7–97, 196–305; 31(1): 119–215; 32(1): 122–201; 35(1): 151–297.

——— & ——— (eds.). 1891b, 1893b. Introduction. *En* T. Durand & H. Pittier (eds.), *Primitiae florae costaricensis. Vol. 1.* Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique 30(1): 7–41; 31(1): 119–142.

Eakin, M. C. 1999. The origins of modern science in Costa Rica: the Instituto Físico-Geográfico Nacional, 1887–1904. Latin Amer. Res. Rev. 34: 123–150.

Elizondo C., L. H. & Q. Jiménez M. 1988. La sabana arbolada "El Escobio", Liberia, Guanacaste, Costa Rica. Revista Biol. Trop. 36: 175–185.

Estrada, A. Ch. 2000. *Chiangiodendron mexicanum* Wendt (Flacourtiaceae), un nuevo registro para la flora arborescente de Costa Rica. Brenesia 54: 77–80.

Font Quer, P. 1953. *Diccionario de botánica.* Edit. Labor.

Fosberg, F. R. & W. L. Klawe. 1966. Preliminary list of plants from Cocos Island. Pp. 187–189 *en,* R. I. Bowman (ed.), *The Galápagos: Proceedings of the Symposium of the Galápagos International Scientific Project.* Univ. Calif. Press.

Foster, R. B. & S. P. Hubbell. 1990. The floristic composition of the Barro Colorado Island forest. Pp. 85–111 *en,* A. H. Gentry & M. Guzmán-Teare (eds.), *Four neotropical rainforests.* Yale Univ. Press.

Fournier O., L. A. 1966. Botany of Cocos Island, Costa Rica. Pp. 183–186 *en,* R. I. Bowman (ed.), *The Galápagos: Proceedings of the Symposium of the Galápagos International Scientific Project.* Univ. Calif. Press.

———. 1969. Observaciones preliminares sobre la variación altitudinal en el número de familias de árboles y de arbustos en la vertiente del Pacífico de Costa Rica. Turrialba 19: 548–552.

———. 1994. Esbozo fitogeográfico de Costa Rica. Pp. 19–36 *en,* M. Montiel L., *Introducción a la flora de Costa Rica.* Edit. Univ. Costa Rica.

———, E. M. Flores V. & D. I. Rivera L. 1985. *Flora arborescente del Valle Central de Costa Rica.* Jiménez & Tanzi.

——— & E. G. García. 1998. *Nombres vernaculares y científicos de los árboles de Costa Rica.* Edit. Guayacán Centroamer.

———, A. Jiménez, S. Salas & F. Marín. 1966. Las familias y géneros de árboles y arbustos de Costa Rica. Revista Biol. Trop. 14: 317–328.

——— & S. Salas D. 1966. Algunas observaciones sobre la dinámica de la floración en el bosque tropical húmedo de Villa Colón. Revista Biol. Trop. 14: 75–85.

Frankie, G. W., H. G. Baker & P. A. Opler. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forest in the lowlands of Costa Rica. J. Ecol. 62: 881–919.

Freytag, G. F. & D. G. Debouck. 1996. *Phaseolus costaricensis,* a new wild bean species (Phaseolinae, Leguminosae) from Costa Rica and Panama, Central America. Novon 6: 157–163.

Gagini, C. 1989. *Diccionario de costarriqueñismos.* 5. ed. Edit. Costa Rica.

Gámez L., R. 1999. *De biodiversidad, gentes y utopías: reflexiones en los 10 años del INBio.* Edit. INBio.

Garrón, V. 1974. *Anastasio Alfaro.* Ser. *¿Quién fue y qué hizo?* no. 17. Minist. Cult., Juventud & Deportes.

Gentry, A. H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. Ann. Missouri Bot. Gard. 75: 1–34.

———. 1990. Floristic similarities and differences between southern Central America and upper and central Amazonia. Pp. 141–157 *en,* A. H. Gentry & M. Guzmán-Teare (eds.), *Four neotropical rainforests.* Yale Univ. Press.

———. 1993. *A field guide to the families and genera of woody plants of northwest South America (Colombia, Ecuador, Peru) with supplementary notes on herbaceous taxa.* Conservation Int.

———. 1995. Patterns of diversity and floristic composition in neotropical montane forests. Pp. 103–126 *en,* S. P. Churchill, H. Balslev, E. Forero & J. L. Luteyn (eds.), *Biodiversity and conservation of neotropical montane forests.* New York Bot. Gard.

——— & C. H. Dodson. 1987. Diversity and biogeography of vascular epiphytes. Ann. Missouri Bot. Gard. 74: 205–233.

Gómez P., L. D. 1975a. Contribuciones a la pteridología costarricense. VII. Pteridófitos de la Isla de Cocos. Brenesia 6: 33–48.

———. 1975b. The ferns and fern allies of Cocos Island, Costa Rica. Amer. Fern J. 65: 102–104.

———. 1977. Contribuciones a la pteridología costarricense XI. Hermann Christ, su vida, obra e influencia en la botánica nacional. Brenesia 12/13: 25–79.

———. 1978. Contribuciones a la pteridología costarricense XII. Carlos Wercklé. Brenesia 14/15: 361–393.

———. 1982. The origin of the pteridophyte flora of Central America. Ann. Missouri Bot. Gard. 69: 548–556.

———. 1984. *Las plantas acuáticas y anfibias de Costa Rica y Centroamérica. Vol. 1. Liliopsida.* Edit. UNED.

———. 1986. *Vegetación de Costa Rica.* Vol. 1 *en,* L. D. Gómez P. (ed.), *Vegetación y clima de Costa Rica.* Edit. UNED.

——— & J. M. Savage. 1983. Searchers on that rich coast: Costa Rican field biology, 1400–1980. Pp. 1–11 *en,* D. H. Janzen (ed.), *Costa Rican natural history.* Univ. Chicago Press.

Gómez-Laurito, J. & L. A. Fournier O. 1986[‘1985’]. Las familias y los géneros de plantas leñosas de Costa Rica. Brenesia 24: 37–54.

——— & L. D. Gómez P. 1989. *Ticodendron:* a new tree from Central America. Ann. Missouri. Bot. Gard. 76: 1148–1151.

——— & ———. 1991. Ticodendraceae: a new family of flowering plants. Ann. Missouri Bot. Gard. 78: 87–88.

——— & R. Ortiz. 1996. Lista de especies Reserva Biológica Alberto Ml. Brenes, San Ramón. Revista Pensamiento Actual 2: 69–82.

González, J. Manuscrito. Lauraceae. *En* B. E. Hammel, M. H. Grayum, C. Herrera & N. Zamora (eds.), *Manual de plantas de Costa Rica. Vol. 6. Dicotiledóneas (Hamamelidaceae–Piperaceae).* Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard. (en prep.).

Grant, J. R. & G. Zijlstra. 1998. An annotated catalogue of the generic names of the Bromeliaceae. Selbyana 19: 91–121.

Granzow-de la Cerda, I., N. Zamora, J. Vandermeer & D. Boucher. 1997. Diversidad de especies arbóreas en el bosque tropical húmedo del Caribe nicaragüense siete años después del huracán Juana. Revista Biol. Trop. 45: 1409–1419.

Grayum, M. H. 1982. The aroid flora of Finca La Selva, Costa Rica: a lowland wet forest locality. Aroideana 5: 47–59.

———. 1991. Botanical exploration of the eastern Cordillera de Talamanca, Costa Rica. Res. & Explor. 7: 495–496.

——— & H. W. Churchill. 1987. An introduction to the pteridophyte flora of Finca La Selva, Costa Rica. Amer. Fern J. 77: 73–89.

——— & ———. 1989a. Lycopodiophyta. *En* R. L. Wilbur (ed.), *The vascular flora of La Selva Biological Station, Costa Rica.* Selbyana 11: 61–65.

——— & ———. 1989b. Polypodiophyta. *En* R. L. Wilbur (ed.), *The vascular flora of La Selva Biological Station, Costa Rica.* Selbyana 11: 66–118.

———, B. E. Hammel & N. Zamora (eds.). 1999. The Cutting Edge 4(1): 1–11. [Mimeografiado y **http://www.mobot.org/MOBOT/research/Edge/welcome.shtml**.]

———,——— & ——— (eds.). 2000a. The Cutting Edge 7(1): 1–12. [Mimeografiado y **http://www.mobot.org/MOBOT/research/Edge/welcome.shtml**.]

———,——— & ——— (eds.). 2000b. The Cutting Edge 7(2): 1–13. [Mimeografiado y **http://www.mobot.org/MOBOT/research/Edge/welcome.shtml**.]

Greuter, W., J. McNeill, F. R. Barrie, H. M. Burdet, V. Demoulin, T. S. Filgueiras, D. H. Nicolson, P. C. Silva, J. E. Skog, P. Trehane, N. J. Turland & D. L. Hawksworth. 2000. International code of botanical nomenclature (Saint Louis Code). Regnum Veg. 138: 1–474.

Haber, W. A. 1991[‘1990’]. Lista provisional de las plantas de Monteverde, Costa Rica. Brenesia 34: 63–120.

———. 2000a. Plants and vegetation. Pp. 39–94 *en,* N. M. Nadkarni & N. T. Wheelwright (eds.), *Monteverde: ecology and conservation of a tropical cloud forest.* Oxford Univ. Press.

———. 2000b. Appendix 1. Vascular plants of Monteverde. Pp. 457–518 *en,* N. M. Nadkarni & N. T. Wheelwright (eds.), *Monteverde: ecology and conservation of a tropical cloud forest.* Oxford Univ. Press.

———, W. Zuchowski & E. Bello. 1996. *An introduction to cloud forest trees: Monteverde, Costa Rica.* La Nación.

———,——— & ———. 2000. *An introduction to cloud forest trees: Monteverde, Costa Rica.* 2. ed. Mountain Gem Publ.

Haines, B. 1975. Impact of leaf-cutting ants on vegetation development at Barro Colorado Island. Ecol. Stud. Analysis Synth. 11: 99–111.

Hammel, B. E. 1986a. Characteristics and phytogeographical analysis of a subset of the flora of La Selva (Costa Rica). Selbyana 9: 149–155.

———. 1986b. Cecropiaceae. *En* R. L. Wilbur (ed.), *The vascular flora of La Selva Biological Station, Costa Rica.* Selbyana 9: 192–195.

———. 1986c. Cyclanthaceae. *En* R. L. Wilbur (ed.), *The vascular flora of La Selva Biological Station, Costa Rica.* Selbyana 9: 196–202.

———. 1986d. Guttiferae. *En* R. L. Wilbur (ed.), *The vascular flora of La Selva Biological Station, Costa Rica.* Selbyana 9: 203–217.

———. 1986e. Lauraceae. *En* R. L. Wilbur (ed.), *The vascular flora of La Selva Biological Station, Costa Rica.* Selbyana 9: 218–233.

———. 1986f. Marantaceae. *En* R. L. Wilbur (ed.), *The vascular flora of La Selva Biological Station, Costa Rica.* Selbyana 9: 234–242.

———. 1986g. Moraceae. *En* R. L. Wilbur (ed.), *The vascular flora of La Selva Biological Station, Costa Rica.* Selbyana 9: 243–259.

———. 1990. The distribution of diversity among families, genera, and habitat types in the La Selva flora. Pp. 75–84 *en,* A. H. Gentry & M. Guzmán-Teare (eds.), *Four neotropical rainforests.* Yale Univ. Press.

———. 2001. *Plantas ornamentales nativas de/Costa Rica/Native ornamental plants.* 2. ed. Edit. INBio.

——— & W. C. Burger. 1991. Neither oak nor alder, but nearly: the history of Ticodendraceae. Ann. Missouri Bot. Gard. 78: 89–95.

——— & M. H. Grayum. 1982. Preliminary report on the flora project of La Selva field station, Costa Rica. Ann. Missouri Bot. Gard. 69: 420–425.

——— & N. A. Zamora. 1990. *Nyssa talamancana* (Cornaceae), an addition to the remnant Laurasian Tertiary flora of southern Central America. Brittonia 42: 165–170.

——— & ———. 1993. *Ruptiliocarpon* (Lepidobotryaceae): a new arborescent genus and tropical American link to Africa, with a reconsideration of the family. Novon 3: 408–417.

Harmon, P. 2004. *Árboles del Parque Nacional Manuel Antonio/Costa Rica/Trees of Manuel Antonio National Park.* Edit. INBio.

Hartshorn, G. S. 1983. Plants: Introduction. Pp. 118–157 *en,* D. H. Janzen (ed.), *Costa Rican natural history.* Univ. Chicago Press.

——— & B. E. Hammel. 1994. Vegetation types and floristic patterns. Pp. 73–89 *en,* L. A. McDade, K. S. Bawa, H. A. Hespenheide & G. S. Hartshorn (eds.), *La Selva: ecology and natural history of a neotropical rainforest.* Univ. Chicago Press.

———, L. Hartshorn, A. Atmella, L. D. Gómez P., A. Mata, L. Mata, R. Morales, R. Ocampo, D. Pool, C. Quesada, C. Solera, R. Solórzano, G. Stiles, J. Tosi, A. Umaña, C. Villalobos & R. Wells. 1982. *Costa Rica: perfil ambiental. Estudio de campo.* AID/Centro Ci. Trop.

——— & R. Peralta. 1988. Preliminary description of primary forests along the La Selva–Volcán Barva altitudinal transect, Costa Rica. Pp. 281–295 *en,* F. Almeda & C. M. Pringle (eds.), *Tropical rainforests: diversity and conservation.* Mem. Calif. Acad. Sci. 12: 1–306.

——— & L. J. Poveda Á. 1983. Plants: Checklist of trees. Pp. 158–183 *en,* D. H. Janzen (ed.), *Costa Rican natural history.* Univ. Chicago Press.

Häsler, B. & T. W. Baumann. 2000. *Henri Pittier: Leben und Werk eines Schweizer Naturforschers in den Neotropen.* F. Reinhardt.

Heckadon-Moreno, S. 1998. *Naturalistas del istmo de Panamá.* Edit. Santillana.

Hemsley, W. B. 1879–1888. *Botany,* Vols. 1–5. *En* F. D. Godman & O. Salvin (eds.), *Biologia centrali-americana.* R. H. Porter, Dulau & Co.

Hernández, D. A. & J. Gómez-Laurito. 1993. *La flora acuática del humedal de Palo Verde.* Edit. Univ. Nac.

Herrera, W. 1985. *Clima de Costa Rica.* Vol. 2 *en,* L. D. Gómez P. (ed.), *Vegetación y clima de Costa Rica.* Edit. UNED.

——— & L. D. Gómez P. 1993. *Mapa de unidades bióticas de Costa Rica.* U. S. Fish & Wildlife Serv./The Nature Conservancy.

Hinds, R. B. (ed.). 1844. *The botany of the voyage of H. M. S. Sulphur, under the command of Captain Sir Edward Belcher, R. N., C. B., F. R. G. S., etc. during the years 1836–1842.* Smith, Elder & Co.

Hoffmann, C. 1856. Eine Excursion nach dem Volcan de Cartago in Central-America. Bonplandia 4: 27–34.

———. 1858. Eine Excursion nach dem Barba-Vulkan in Costa Rica. Bonplandia 6: 302–320.

Holdridge, L. R. 1967. *Life zone ecology.* Revised ed. Trop. Sci. Center.

———, W. C. Grenke, W. H. Hatheway, T. Liang & J. A. Tosi Jr. 1971. *Forest environments in tropical life zones: a pilot study.* Pergamon Press.

——— & L. J. Poveda Á. 1975. *Árboles de Costa Rica. Vol. 1. Palmas, otras monocotiledóneas arbóreas y árboles con hojas compuestas o lobuladas.* Centro Ci. Trop.

———,——— & Q. Jiménez M. 1997. *Árboles de Costa Rica. Vol. 1. Palmas y otras monocotiledóneas arbóreas y árboles con hojas compuestas o lobuladas.* 2. ed. Centro Ci. Trop.

Holmgren, P. K., N. H. Holmgren & L. C. Barnett (eds.). 1990. *Index herbariorum.* Part 1: The herbaria of the world. 8. ed. Regnum Veg. 120: 1–693.

Hönig, D. 1994. In memoriam: Clarence Kl. Horich. Kakteen Sukk. 49: 195.

Huber, W. 1996. *Floristische und biogeographische Untersuchungen in einem Tieflandregenwald in der pazifischen Region von Costa Rica.* Tesis de maestría inéd., Univ. Wien, Austria.

Humboldt, A. von, A. Bonpland & C. S. Kunth. 1816–1825. *Nova genera et species plantarum,* vols. 1–7. Librariæ Græco-Latino-Germanicæ.

INBio (Instituto Nacional de Biodiversidad). 2000. *Estudio de la vegetación de las "cadenas de desarrollo hidroeléctrico en la cuenca del Río Grande de Térraba".* Informe inéd. (INBio).

——— & MNCR (Museo Nacional de Costa Rica). 2001. *Caracterización de la vegetación de la cuenca hidrográfica del Río Savegre.* Informe inéd. (INBio/Mus. Nac. Costa Rica).

Ingram, S. W., K. Ferrell-Ingram & N. M. Nadkarni. [Sin fecha]. *Epiphytes of the Monteverde Cloud Forest Reserve.* Publ. privada.

Islebe, G. A. & M. Kappelle. 1994. A phytogeographical comparison between subalpine forests of Guatemala and Costa Rica. Feddes Repert. 105: 73–87.

Janzen, D. H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. Evolution 21: 620–637.

———. 1976. The microclimate difference between a deciduous forest and adjacent riparian forest in Guanacaste Province, Costa Rica. Brenesia 8: 29–33.

———. 1978. Description of a *Pterocarpus officinalis* (Leguminosae) monoculture in Corcovado National Park, Costa Rica. Brenesia 14/15: 305–309.

——— (ed.). 1983. *Costa Rican natural history.* Univ. Chicago Press.

———. 1986. *Guanacaste National Park: tropical, ecological and cultural restoration.* 1. ed. Edit. UNED/FPN/PEA.

———. 1988. Guanacaste National Park: tropical ecological and biocultural restoration. Pp. 143–192 *en,* J. Cairns Jr. (ed.), *Rehabilitating damaged ecosystems. Vol. 2.* CRC Press.
——— (ed.). 1991. *Historia natural de Costa Rica,* trad. M. Chavarría A. Edit. Univ. Costa Rica.
———. 1998. *Conservation analysis of the Santa Elena property, Península Santa Elena, northwestern Costa Rica.* Reporte al gobierno de Costa Rica inéd. (Área Conserv. Guanacaste).
——— & R. Liesner. 1980. Annotated check-list of plants of lowland Guanacaste Province, Costa Rica, exclusive of grasses and non-vascular cryptogams. Brenesia 18: 15–90.
Jiménez, J. A. 1981. *The mangroves of Costa Rica: a physiognomic characterization.* Tesis de maestría inéd., Univ. Miami, Miami, FL, EUA.
———. 1994. *Los manglares del Pacífico de Centroamérica.* Edit. Fund. UNA.
Jiménez, O. 1959. Alfredo Brade, naturalista. Brecha 4(3): 1–4.
———. 1963. Botánicos de antaño—Paul C. Standley. Pp. 44–50 *en,* L. O. Williams (ed.), *Homage to Standley.* Chicago Nat. Hist. Mus.
———. 1967. Charles Herbert Lankester. La Nación 1967(20 jul.): 32, 34.
———. 1969. La influencia de Humboldt en la cultura de Costa Rica. Revista Agric. (San José) 41: 1–12.
———. 1971. *Tonduzia.* Revista Agric. (San José) 43: 55–67.
———. 1978. Botánicos de antaño V. Mi visita al Capitán John Donnell Smith. Brenesia 14/15: 401–406.
———. Manuscrito. *Carlos Wercklé, el "fantástico amigo" de Pittier.* (Archivo Otón Jiménez; cortesía Silvia Troyo.)
Jiménez M., Q. (rev. técn.). 1997. *Árboles de la Reserva Absoluta Cabo Blanco: especies selectas.* Edit. INBio.
———. 1999. *Árboles maderables en peligro de extinción en Costa Rica.* 2. ed. Edit. INBio.
——— & M. H. Grayum. 2002. Vegetación del Parque Nacional Carara, Costa Rica. Brenesia 57-58: 25–66.
———, F. Rojas R., V. Rojas Ch. & L. Rodríguez S. 2002. *Árboles maderables de Costa Rica; ecología y silvicultura/Timber trees of Costa Rica; ecology and silviculture.* Edit. INBio.
Jørgensen, P. M. & S. León-Yánez (eds.). 1999. *Catalogue of the vascular plants of Ecuador.* Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard. 75: 1–1181.
Judziewicz, E. J. & R. W. Pohl. 1984. Grasses of La Selva, Costa Rica. Contr. Univ. Wisconsin Herb. 1(3): 1–86.
Kandler, C. 1987. A brief history of the National Museum (1887–1982). Pp. 15–57 *en,* L. San Román J., A. L. Báez R., M. Calvo M., H. Gamboa P. & C. Kandler R., *National Museum of Costa Rica; "Over one hundred years of history" (May 4th 1887–May 4th 1987).* Minist. Cult., Youth & Sports.
Kappelle, M. 1992. Structural and floristic differences between wet Atlantic and moist forest Pacific montane *Myrsine-Quercus* forests in Costa Rica. Pp. 61–70 *en,* H. Balslev & J. L. Luteyn (eds.), *Páramo: an Andean ecosystem under human influence.* Academic Press.
———. 1993 ['1991']. Distribución altitudinal de la vegetación del Parque Nacional Chirripó, Costa Rica. Brenesia 36: 1–14.
———. 1996. *Los bosques de roble (*Quercus*) de la Cordillera de Talamanca, Costa Rica.* Univ. Amsterdam/Edit. INBio.

———. 2001. Costa Rica. Pp. 301–370 *en,* M. Kappelle & A. D. Brown (eds.), *Bosques nublados del neotrópico.* Edit. INBio.

———, M. Castro, H. Acevedo, L. González & H. Monge. 2003. *Ecosistemas del Área de Conservación Osa (ACOSA)/Ecosystems of the Osa Conservation Area (ACOSA).* Edit. INBio.

———, A. M. Cleef & A. Chaverri. 1989. Phytosociology of montane *Chusquea-Quercus* forests, Cordillera de Talamanca, Costa Rica. Brenesia 32: 73–105.

———,——— & ———. 1992. Phytogeography of Talamanca montane *Quercus* forests, Costa Rica. J. Biogeogr. 19: 299–315.

——— & L. D. Gómez P. 1992. Distribution and diversity of montane pteridophytes of the Chirripó National Park, Costa Rica. Brenesia 37: 67–77.

——— & L. van Omme. 1998['1997']. Lista de plantas de los bosques nubosos subalpinos de la Cordillera de Talamanca en Costa Rica. Brenesia 47-48: 55–71.

———,——— & M. E. Juárez. 2000. Lista de la flora vascular de la cuenca superior del Río Savegre, San Gerardo de Dota, Costa Rica. Acta. Bot. Mex. 51: 1–38.

——— & N. Zamora. 1995. Changes in woody species richness along an altitudinal gradient in Talamancan montane *Quercus* forests, Costa Rica. Pp. 135–148 *en,* S. P. Churchill, H. Balslev, E. Forero & J. L. Luteyn (eds.), *Biodiversity and conservation of neotropical montane forests.* New York Bot. Gard.

———,——— & T. Flores. 1991['1990']. Flora leñosa de la zona alta (2000–3819 m) de la Cordillera de Talamanca, Costa Rica. Brenesia 34: 121–144.

Kato, H., K. Oginuma, Z. Gu, B. Hammel & H. Tobe. 1998. Phylogenetic relationships of Betulaceae based on *matK* sequences with particular reference to the position of *Ostryopsis.* Acta Phytotax. Geobot. 49: 89–97.

Koptur, S., W. A. Haber, G. W. Frankie & H. G. Baker. 1988. Phenological studies of shrub and treelet species in tropical cloud forests of Costa Rica. J. Trop. Ecol. 4: 323–346.

Krings, A. 1999. An annotated checklist of the dicotyledonous lianas and vines from the Las Cruces Biological Station, Costa Rica. Sida 18: 1247–1258.

Kruckeberg, A. R. 1984. California serpentines: flora, vegetation, geology, soils, and management problems. Univ. Calif. Publ. Bot. 78: 1–180.

Kuntze, O. 1881. *Um die Erde.* Paul Frohberg.

Lankester, C. H. 1963. Paul C. Standley. Pp. 69–70 *en,* L. O. Williams (ed.), *Homage to Standley.* Chicago Nat. Hist. Mus.

Lawton, R. O., U. S. Nair, R. A. Pielke Sr. & R. M. Welch. 2001. Climatic impact of tropical lowland deforestation on nearby montane cloud forests. Science 294: 584–587.

Lee, M. A. B., P. A. Burrowes, J. E. Fauth, J. C. Koella & S. M. Peterson. 1988['1986']. The distribution of tree ferns along an altitudinal gradient in Monteverde, Costa Rica. Brenesia 25-26: 45–50.

Lellinger, D. B. 1985. The distribution of Panama's pteridophytes. Pp. 43–47 *en,* W. G. D'Arcy & M. D. Correa A. (eds.), *The botany and natural history of Panama/La botánica e historia natural de Panamá.* Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard. 10: 1–455.

———. 1989. The ferns and fern-allies of Costa Rica, Panama, and the Chocó (Part 1: Psilotaceae through Dicksoniaceae). Pteridologia 2A: 1–364.

León, J. 1966. Central American and West Indian species of *Inga* (Leguminosae). Ann. Missouri Bot. Gard. 53: 265–359.

———. 1987. *Botánica de los cultivos tropicales.* 2. ed. Inst. Interamer. Coop. Agric.

———. 2003. La exploración botánica de Costa Rica en el siglo XIX. Pp. 129–186 *en,* G. P. Huertas (compilador), *Ciencia y técnica en la Costa Rica del siglo XIX.* Edit. Tecnol. Costa Rica.

——— & L. J. Poveda Á. 2000. *Los nombres comunes de las plantas en Costa Rica.* Edit. Guayacán.

Lesica, P. & R. K. Antibus. 1991. Canopy soils and epiphyte richness. Res. & Explor. 7: 156–165.

Lieberman, D., M. Lieberman, R. Peralta & G. S. Hartshorn. 1996. Tropical forest structure and composition on a large-scale altitudinal gradient in Costa Rica. J. Ecol. 84: 137–152.

Lieberman, M., D. Lieberman, G. S. Hartshorn & R. Peralta. 1985. Small-scale altitudinal variation in lowland wet tropical forest vegetation. J. Ecol. 73: 505–516.

Little, E. L., Jr. 1965. Clave preliminar de las familias de los árboles en Costa Rica. Turrialba 15: 119–129.

Longino, J. T. 1986. Ants provide substrate for epiphytes. Selbyana 9: 100–103.

Ludington, S., R. Castillo M. & H. Azuola. 1987. Geology of Costa Rica/Geología de Costa Rica. Pp. 4–7 *en,* Geological Survey (U. S.), *Mineral resource assessment of the Republic of Costa Rica/Evaluación de los recursos minerales de la República de Costa Rica.* Misc. Invest. Ser. Map I–1865.

Luer, C. A. 1995. New species of *Lepanthes* (Orchidaceae) from Costa Rica. Lindleyana 10: 133–173.

Luteyn, J. L. 1999. Páramos: a checklist of plant diversity, geographical distribution, and botanical literature. Mem. New York Bot. Gard. 84: 1–278.

Mabberley, D. J. 1997. *The plant-book.* 2. ed. Cambridge Univ. Press.

Markgraf, F. 1973. Alexander Curt Brade†. Bot. Jahrb. Syst. 93: 1–8.

Marzocca, A. 1985. *Nociones básicas de taxonomía vegetal.* Inst. Interamer. Coop. Agric.

Maxon, W. R. 1906. Report on a collecting trip in Costa Rica. J. New York Bot. Gard. 7: 187–193.

McCook, S. 1999. Creole science: botanical surveys of Costa Rica, 1880–1940. Endeavour 23: 118–120.

———. 2002. *States of nature: science, agriculture, and environment in the Spanish Caribbean, 1760–1940.* Univ. Austin Press.

McDade, L. A., K. S. Bawa, H. A. Hespenheide & G. S. Hartshorn (eds.). 1994. *La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest.* Univ. Chicago Press.

McLarney, W. 1988. Gandoca/Manzanillo Wildlife Refuge, Costa Rica. Biol. Conservation Newslett. 63: [1–4].

McVaugh, R. 1977. Botanical results of the Sessé & Mociño Expedition (1787–1803). I. Summary of excursions and travels. Contr. Univ. Michigan Herb. 11: 97–195.

Meléndez, C. 1976. *Carl Hoffmann: viajes por Costa Rica.* Minist. Cult., Juventud & Deportes.

Merker, C. A., W. R. Barbour, J. A. Scholten & W. A. Dayton. 1943. *The forests of Costa Rica.* Forest Serv., U. S. Dept. Agric.

Merz, K. S. 1991. *Untersuchungen an tropischen epiphytischen Lebensgemeinschaften: Biomasse, Wasserretention, Naturstoffe.* Tesis doctorada inéd., Ruprecht-Karls-Univ., Heidelberg, Alemania.

Mickel, J. T. 1967. An advanced course in pteridophyte biology in Costa Rica. Amer. Fern J. 57: 145–161.

Monge-Nájera, J. 1994. The forgotten banana connection: origin and evolution of environmental awareness in Costa Rica. Pp. 85–127 *en,* J. Monge-Nájera (ed.), *Desarrollo sostenible: la visión desde los países menos industrializados/Sustainable development: the view from the less industrialized countries.* Edit. UNED.

Montiel L., M. 1994. *Introducción a la flora de Costa Rica.* 3. ed. Edit. Univ. Costa Rica.

——— (ed. ci.). 1998. Cultivo y uso del bambú en el neotrópico/Planting & using bamboo in the neotropics. Revista Biol. Trop. 46, supl. 3: 1–87.

Mora-Retana, D. E. & J. B. García. 1992. Lista actualizada de las orquídeas de Costa Rica (Orchidaceae). Brenesia 37: 79–124.

Morales, C. O. 2001. Dora Emilia Mora de Retana, 1940–2001. Lankesteriana 2: 1–7.

———. 2002a. Lankester-Garten, der Botanische Garten in Cartago, Costa Rica. Orchidee (Hamburg) 53: 205–209.

———. 2002b. *Ecce homo, scientia clarus:* Luis Fournier Origgi (1935–2002). Lankesteriana 5: 1–2.

———. 2003. El botánico y artista Rafael Lucas Rodríguez (1915–1981); reseña de su vida y su obra. Lankesteriana 7: 159–167.

Morales, J. F. 1998a. *Bromelias de Costa Rica.* Edit. INBio.

———. 1998b. *Lista preliminar de especies florísticas de la Zona Protectora La Cangreja.* Mimeografiado inéd. (INBio).

———. 2001. *Orquídeas, cactus y bromelias de bosque seco/Costa Rica/Orchids, cacti and bromeliads of the dry forest.* Edit. INBio.

Moran, R. C. 1995. The importance of mountains to pteridophytes, with emphasis on neotropical montane forests. Pp. 359–363 *en,* S. P. Churchill, H. Balslev, E. Forero & J. L. Luteyn (eds.), *Biodiversity and conservation of neotropical montane forests.* New York Bot. Gard.

——— & R. Riba (eds.). 1995. Psilotaceae a Salviniaceae. *En* G. Davidse, M. Sousa S. & S. Knapp (eds. gen.), *Flora mesoamericana. Vol. 1.* Univ. Nac. Autón. México/Missouri Bot. Gard./The Natural Hist. Mus. (London).

Moreno, N. P. 1984. *Glosario botánico ilustrado.* Co. Edit. Continental.

Morton, C. V. 1963. Paul C. Standley and his work as revealed through his letters. Pp. 7–22 *en,* L. O. Williams (ed.), *Homage to Standley.* Chicago Nat. Hist. Mus.

Myers, N., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. B. da Fonseca & J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. Nature 403: 853–858.

Nadkarni, N. M. & N. T. Wheelwright (eds.). 2000. *Monteverde: ecology and conservation of a tropical cloud forest.* Oxford Univ. Press.

Nash, G. V. 1907. Costa Rican orchids—I. Bull. Torrey Bot. Club 34: 113–124+.

Noriega, F. F. 1904. *Diccionario geográfico de Costa Rica.* A. Alsina.

Núñez M., E. 1978. *Plantas medicinales de Costa Rica y su folclore.* 2. ed. Edit. Univ. Costa Rica.

Ocampo S., R. A. & A. Maffioli. 1985. *El uso de algunas plantas medicinales en Costa Rica. Vol. 1.* Trejos Hnos.

Oersted, A. 1863. *L'Amérique centrale.* F. S. Muhle.

Opler, P. A. 1980. Comparative phenological studies of treelet and shrub species in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. J. Ecol. 68: 167–188.

Ortiz O., F. 2002. Perfil de Don Alberto Brenes Mora. Brenesia 57-58: 19–24.
Ossenbach S., C. 2003. *Breve historia de la orquideología en Costa Rica.* Edit. Univ. Costa Rica.
———. Manuscrito. A history of orchids in Central America.
Pabst, G. F. J. 1967. Alexandre Curt Brade. Taxon 16: 161–252.
Pennington, R. T., D. E. Prado & C. A. Pendry. 2000. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. J. Biogeogr. 27: 261–273.
Pittier, H. 1890. Viaje de exploración al Río Grande de Térraba. Anales Inst. Fís.-Geogr. Nac. Costa Rica 3: 57–106.
———. 1893. Nombres geográficos de Costa Rica. I. Talamanca. Anales Inst. Fís.-Geogr. Nac. Costa Rica 6: 93–107.
——— (ed.). 1898–1900. *Primitiae florae costaricensis. Vol. 2.* Inst. Fís.-Geogr. Nac. Costa Rica.
——— (ed.). 1901. *Primitiae florae costaricensis. Vol. 3(1).* Inst. Fís.-Geogr. Nac. Costa Rica.
——— (ed.). 1904–1905. *Primitiae florae costaricensis. Vol. 3(2).* Bull. Herb. Boissier sér. 2, 4: 936–951, 957–972, 1089–1104; 5: 1–16, 248–260.
———. 1908. *Ensayo sobre las plantas usuales de Costa Rica.* H. L. & J. B. McQueen.
———. 1957. *Plantas usuales de Costa Rica.* 2. ed. Univ. Costa Rica.
Pohl, R. W. 1980. Gramineae. *En* W. Burger (ed.), *Flora costaricensis.* Fieldiana, Bot. n. s., 4: 1–608.
Polakowsky, H. 1879. Die Pflanzenwelt von Costa-Rica. Jahresber. Vereins Erdk. Dresden 16(Wiss.): 25–124+.
Porsch, O. 1932. Costa Rica. Vegetationsbilder 23(4/5): 1–21, t. 19–30.
Portères, R. 1954. Le genre *Vanilla* et ses espèces. Pp. 94–290 *en,* G. Bouriquet, Le Vanillier et la vanille. Encycl. Biol. 46: 1–748.
Poveda Á., L. J. & P. E. Sánchez-Vindas. 1999. *Árboles, palmas y cactáceas arborescentes del Pacífico Norte de Costa Rica (claves dendrológicas).* Edit. Guayacán.
Pringle, C., I. Chacón, M. Grayum, H. Greene, G. Hartshorn, G. Schatz, G. Stiles, C. Gómez & M. Rodríguez. 1984. Natural history observations and ecological evaluation of the La Selva Protection Zone, Costa Rica. Brenesia 22: 189–206.
Pupulin, F. 1998a. Orchid florula of Parque Nacional Manuel Antonio, Quepos, Costa Rica. Revista Biol. Trop. 46: 961–1031.
———. 1998b. *Orchids of Manuel Antonio National Park.* MesoAmerican Press.
———. 2002. Catálogo revisado y anotado de las Orchidaceae de Costa Rica. Lankesteriana 4: 1–88.
Quesada Q., F. J., Q. Jiménez M., N. Zamora V., R. Aguilar F. & J. González R. 1997. *Árboles de la Península de Osa.* Edit. INBio.
Rich, P. V. & T. H. Rich. 1983. The Central American dispersal route: biotic history and paleogeography. Pp. 12–34 *en,* D. H. Janzen (ed.), *Costa Rican natural history.* Univ. Chicago Press.
Rivas R., M. 1997['1995']. Lista actualizada de cactos (Cactaceae) de Costa Rica. Brenesia 43-44: 31–37.
———. 1998. *Cactáceas de Costa Rica.* Edit. UNED.
Rodríguez C., R. L., D. E. Mora, M. E. Barahona & N. H. Williams. 1986. *Géneros de orquídeas de Costa Rica.* Edit. Univ. Costa Rica.

Rodríguez N., H. 2000. *La utilidad de las plantas medicinales en Costa Rica.* Edit. Univ. Nac.
Rojas A., A. 1999. *Helechos arborescentes de/Costa Rica/Arborescent ferns.* Edit. INBio.
Rose, J. N. 1892. List of plants from Cocos Island. Contr. U. S. Natl. Herb. 1: 135.
Rosenzweig, M. L. 1995. *Species diversity in space and time.* Cambridge Univ. Press.
Salguero, M. 1985. *Cantones de Costa Rica.* Edit. Imediex.
Salick, J., R. Herrera & C. F. Jordan. 1983. Termitaria: nutrient patches in nutrient-deficient rain forests. Biotropica 15: 1–7.
Sánchez P., R. 2002. Pionero de la biología en Costa Rica: Manuel Alberto Brenes Brenes. Brenesia 57-58: 7–18.
Sánchez-Vindas, P. E. 1983. *Flórula del Parque Nacional Cahuita.* Edit. UNED.
———. 2001. *Flórula arborescente del Parque Nacional Cahuita.* 2. ed. Edit. UNED.
——— & L. J. Poveda Á. 1997. *Claves dendrológicas para la identificación de los principales árboles de la zona norte y atlántica de Costa Rica.* Overseas Developm. Admin.
Sanford, R. L., Jr., P. Paaby, J. C. Luvall & E. Phillips. 1994. Climate, geomorphology, and aquatic systems. Pp. 19–33 *en,* L. A. McDade, K. S. Bawa, H. A. Hespenheide & G. S. Hartshorn (eds.), *La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest.* Univ. Chicago Press.
Sarkís, A. & V. M. Campos. 1985. *Curanderismo tradicional del costarricense.* Lehmann Edit.
Sauer, J. 1983. *Cocos nucifera* (coco, cocotero, coconut). Pp. 216–219 *en,* D. H. Janzen (ed.), *Costa Rican natural history.* Univ. Chicago Press.
Savage, J. M. 1970. On the trail of the golden frog: with Warszewicz and Gabb in Central America. Proc. Calif. Acad. Sci. ser. 4, 38: 273–288.
Sawyer, J. O. & A. A. Lindsey. 1971. Vegetation of the life zones in Costa Rica. Monogr. Indiana Acad. Sci. 2: 1–214.
Schlechter, R. 1923. Beiträge zur Orchideenkunde von Zentralamerica. II. Additamenta ad orchideologiam costaricensem. Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. 19: 1–307.
Segleau E., J. 2001. *Plantas medicinales en el trópico húmedo.* Edit. Guayacán.
Smith, A. R. 1972. Comparison of fern and flowering plant distributions with some evolutionary interpretations for ferns. Biotropica 4: 4–9.
Smith, J. D. 1898a. Polypetalae (pars). Pp. 1–126 *en,* H. Pittier (ed.), *Primitiae florae costaricensis. Vol. 2.* Inst. Fís.-Geogr. Nac. Costa Rica.
———. 1898b. Gamopetalae. Pp. 129–217 *en,* H. Pittier (ed.), *Primitiae florae costaricensis. Vol. 2.* Inst. Fís.-Geogr. Nac. Costa Rica.
———. 1898c. An enumeration of the plants collected in Central America by Dr. W. C. Shannon, Assistant Surgeon, U. S. A. Appendix 3 *en, Report of surveys and explorations made by Corps No. 1 in Guatemala, El Salvador, Honduras, Nicaragua and Costa Rica. Vol. 1(2).* Intercontinental Railway Commiss.
Smith, L. B. & R. J. Downs. 1974. (Pitcairnioideae) (Bromeliaceae). Fl. Neotrop. Monogr. 14: 1–660.
Sollins, P., F. Sancho M., R. Mata C. & R. L. Sanford Jr. 1994. Soils and soil process research. Pp. 34–53 *en,* L. A. McDade, K. S. Bawa, H. A. Hespenheide & G. S. Hartshorn (eds.), *La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest.* Univ. Chicago Press.
Sosa, V., M. W. Chase & C. Barcenas. 2003. *Chiangiodendron* (Achariaceae): an example of the Laurasian flora of tropical forests of Central America. Taxon 52: 519–524.

Sousa S., M., R. Riba, F. Chiang, B. Pérez-García, S. Zárate & L. Pacheco. 1995. Glosario. Pp. 411–432 *en,* G. Davidse, M. Sousa S. & S. Knapp (eds. gen.), *Flora mesoamericana. Vol. 1.* Univ. Nac. Autón. México/Missouri Bot. Gard./The Natural Hist. Mus. (London).

Spooner, D. M., R. Hoekstra & B. Vílchez. 2001. *Solanum* section *Petota* in Costa Rica: taxonomy and genetic resources. Amer. J. Potato Res. 78: 91–98.

Stadtmüller, T. 1987. *Los bosques nublados en el trópico húmedo: una revisión bibliográfica.* Univ. Naciones Unidas.

Stafleu, F. A. & R. S. Cowan. 1976–1988. *Taxonomic literature.* 2. ed. Regnum Veg. 94: 1–1136; 98: 1–991; 105: 1–980; 110: 1–1214; 112: 1–1066; 115: 1–926; 116: 1–653.

Standley, P. C. 1926. Carlos Wercklé. Science n. s., 63: 221–223.

———. 1937a–1940. *Flora de Costa Rica,* Parte 1. Sér. Bot. Mus. Nac. Costa Rica 1: 1–194.

———. 1937b–1938b. *Flora of Costa Rica.* Publ. Field Mus. Nat. Hist., Bot. Ser. 18: 1–1616.

———. 1952a. Doña Amparo López Callejas [sic] de Zeledón†. Ceiba 3: 68–69.

———. 1952b. Don Anastasio Alfaro González, 1865–1951†. Ceiba 3: 72–74.

——— & J. A. Steyermark [& colaboradores]. 1946–1977. *Flora of Guatemala.* Fieldiana, Bot. 24(1–13).

Stevens, P. F. 2003. *Angiosperm phylogeny website.* Version 4, May 2003 [**http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/**].

Stevens, W. D. 2001. Fitogeografía. Pp. xxxiii–xxxv *en,* W. D. Stevens, C. Ulloa U., A. Pool & O. M. Montiel (eds.), *Flora de Nicaragua.* Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard. 85: 1–2666.

———, C. Ulloa U., A. Pool & O. M. Montiel (eds.). 2001. *Flora de Nicaragua.* Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard. 85: 1–2666.

Stewart, A. 1912. Expedition of the California Academy of Sciences to the Galápagos Islands, 1905–1906. V. Notes on the botany of Cocos Island. Proc. Calif. Acad. Sci. ser. 4, 1: 375–404.

Stiles, F. G. & A. F. Skutch. 1989. *A guide to the birds of Costa Rica.* Cornell Univ. Press.

Stone, D. E. 1988. The Organization for Tropical Studies (OTS): a success story in graduate training and research. Pp. 143–187 *en,* F. Almeda & C. M. Pringle (eds.), *Tropical rainforests: diversity and conservation.* Mem. Calif. Acad. Sci. 12: 1–306.

Stone, D. Z. 1956. *Biografía de Anastasio Alfaro.* Edit. Lehmann.

Suessenguth, K. 1942. Neue Pflanzen aus Costa Rica, insbesondere vom Chirripó Grande 3837 m. Bot. Jahrb. Syst. 72: 270–302.

Svenson, H. K. 1935. Plants of the Astor Expedition, 1930 (Galápagos and Cocos Islands). Amer. J. Bot. 22: 208–277.

Tonduz, A. 1893. Exploraciones botánicas efectuadas en la parte meridional de Costa Rica por los años de 1891 a 1892. Anales Inst. Fís.-Geogr. Nac. Costa Rica 4: 107–130.

———. 1895. Exploraciones botánicas en Talamanca. Informe preliminar. Anales Inst. Fís.-Geogr. Nac. Costa Rica 6: 85–91.

———. 1895–1897. Herborisations au Costa-Rica. Bull. Herb. Boissier 3: 1–12, 445–465; 4: 163–177; 5: 15–30.

Tosi, J. A., Jr. 1969. *Mapa ecológico, República de Costa Rica; según la clasificación de zonas de vida del mundo de L. R. Holdridge.* Centro Ci. Trop.

Tournon, J. 1994. The Santa Elena Peninsula: an ophiolitic nappe and a sedimentary volcanic relative autochthonous. Profil 7: 87–96.

——— & G. Alvarado. 1997. *Carte géologique du Costa Rica: notice explicative/Mapa geológico de Costa Rica: folleto explicativo.* Edit. Tecnol. Costa Rica.

———, M. Seyler & A. Astorga. 1995. Les péridotites du Rio San Juan (Nicaragua et Costa Rica): jalons possibles d'une suture ultrabasique E–W en Amérique Centrale méridionale. Compt. Rend. Acad. Sci. Paris, Sér. 2a, 320: 757–764.

Trelease, W. 1929. The Piperaceae of Costa Rica. Contr. U. S. Natl. Herb. 26: 115–226+.

Tryon, R. M. & A. F. Tryon. 1968. Edith Scamman (1882–1967). Amer. Fern J. 58: 1–4.

Valerio R., J. 1963. La exploración botánica de Costa Rica y la obra de Paul C. Standley. Pp. 63–68 *en,* L. O. Williams (ed.), *Homage to Standley.* Chicago Nat. Hist. Mus.

Vandermeer, J., N. Zamora, K. Yih & D. Boucher. 1990. Regeneración inicial en una selva tropical de la costa caribeña de Nicaragua después del huracán Juana. Revista Biol. Trop. 38: 347–359.

Vargas, G. D. 1992. *Análisis estructural y florístico de las comunidades boscosas del Parque Nacional Manuel Antonio, Costa Rica.* Tesis de licenciatura inéd., Univ. Nac., Heredia.

Vargas U., G. 2001. Fitogeografía de ecosistemas secos en la meseta de ignimbritas de Guanacaste, Costa Rica. Revista Biol. Trop. 49: 227–238.

Vásquez M., A. 1983. Soils. Pp. 63–65 *en,* D. H. Janzen (ed.), *Costa Rican natural history.* Univ. Chicago Press.

Wagenitz, G. 1972. Das Herrenhäuser Herbar in Göttingen. Taxon 21: 287–289.

Wagner, M. & C. H. von Scherzer. 1856. *Die Republik Costa Rica in Central-Amerika mit besonderer Berücksichtigung der Naturverhältnisse und der Frage der deutschen Auswanderung und Colonisation.* Arnoldische Buchhandlung.

Warner, J. 2002. Joaquín Bernardo García Castro, 1944–2001. Lankesteriana 3: 1–2.

———. 2003. La investigación en el Jardín Botánico Lankester. Lankesteriana 7: 175–176.

Wattenberg, I., S. W. Breckle & R. Ortiz. 1996. La diversidad de especies de árboles y la estructura de un bosque muy húmedo premontano en la Reserva Biológica Alberto Brenes. Revista Pensamiento Actual 2: 11–19.

Webb, E. L. & R. Peralta. 1998. Tree community diversity of lowland swamp forest in northeast Costa Rica, and changes associated with controlled selective logging. Biodiversity & Conservation 7: 565–583.

Weber, A., W. Huber, A. Weissenhofer, N. Zamora & G. Zimmermann (eds.). 2001. *An introductory field guide to the flowering plants of the Golfo Dulce rain forests, Costa Rica.* Stapfia 78: 1–465+.

Weber, H. 1958. Die Páramos von Costa Rica und ihre pflanzengeographische Verkettung mit den Hochanden Südamerikas. Akad. Wiss. Mainz, Abh. Math.-Naturwiss. Kl. 1958: 117–195+.

———. 1959. *Los páramos de Costa Rica y su concatenación fitogeográfica con los Andes suramericanos.* Inst. Geogr. Costa Rica.

Weissenhofer, A. 1996. *Ökologie und Struktur eines Tieflandregenwaldes in der Pazifikregion von Costa Rica.* Tesis de maestría inéd., Univ. Wien, Austria.

———, W. Huber, N. Zamora, A. Weber & J. González. 2001. A brief outline of the flora and

vegetation of the Golfo Dulce region. Pp. 15–24 *en,* A. Weber, W. Huber, A. Weissenhofer, N. Zamora & G. Zimmermann (eds.), *An introductory field guide to the flowering plants of the Golfo Dulce rain forests, Costa Rica.* Stapfia 78: 1–465+.

Wendt, T. 1988. *Chiangiodendron* (Flacourtiaceae: Pangieae), a new genus from southeastern Mexico representing a new tribe for the New World flora. Syst. Bot. 13: 435–441.

Wercklé, C. 1909. *La subregión fitogeográfica costarricense.* Soc. Nac. Agric.

Werff, H. van der. 2002. A synopsis of *Ocotea* (Lauraceae) in Central America and Southern Mexico. Ann. Missouri Bot. Gard. 89: 429–451.

Weyl, R. 1980. *Geology of Central America.* 2. ed. Gebrüder Borntraeger.

Whittaker, R. H. 1954. The ecology of serpentine soils. II. Factors affecting plant growth on serpentine soils. Ecology 35: 259–266.

Widmer, Y. & L. G. Clark. 1991. New species of *Chusquea* (Poaceae: Bambusoideae) from Costa Rica. Ann. Missouri Bot. Gard. 78: 164–171.

Wilbur, R. L. 1986. *The vascular flora of La Selva Biological Station, Costa Rica.* Introduction. Selbyana 9: 191.

——— [& colaboradores]. 1994. Appendix 3. Vascular plants: an interim checklist. Pp. 350–378 *en,* L. A. McDade, K. S. Bawa, H. A. Hespenheide & G. S. Hartshorn (eds.), *La Selva: ecology and natural history of a neotropical rainforest.* Univ. Chicago Press.

Windisch, P. G. 2000. On the itineraries of Alfred and Alexander Curt Brade in Costa Rica. Amer. Fern J. 90: 108–109.

Woodson, R. E., Jr. & R. W. Schery [& colaboradores]. 1943–1981. *Flora of Panama.* Ann. Missouri Bot. Gard. 30–67 (en parte).

Zamora V., N. 1989. *Flora arborescente de Costa Rica. I. Especies de hojas simples.* Edit. Tecnol. Costa Rica.

———. 1993[‘1991’]. Tratamiento de la familia Mimosaceae (Fabales) de Costa Rica. Brenesia 36: 63–149.

———. 2000. *Árboles de la Mosquitia hondureña: descripción de 150 especies.* Manual técn. no. 43. CATIE.

——— & J. Bravo-Chacón. 1992. Caracterización de la vegetación del Refugio Nacional de Vida Silvestre Caño Negro, Alajuela, Costa Rica. Ci. Ambientales 9: 4–21.

———, Q. Jiménez M. & L. J. Poveda Á. 2000. *Árboles de Costa Rica. Vol. 2.* Edit. INBio.

———,——— & ———. 2004. *Árboles de Costa Rica/Trees of Costa Rica. Vol. 3.* Edit. INBio.

——— & T. D. Pennington. 2001. *Guabas y cuajiniquiles de Costa Rica (*Inga *spp.).* Edit. INBio.

Zeledón, R. 2000. *10 años del INBio: de una utopía a una realidad.* Edit. INBio.

Apéndice/Appendix

Nombres genéricos e infragenéricos empleados en este volumen

Esta lista incorpora todos los nombres de géneros, especies y táxones infraespecíficos mencionados en este volumen. Para los nombres genéricos se indica la familia [entre corchetes[4]], y también la subfamilia en el caso de Fabaceae; para los nombres infragenéricos se dan los autores. Se citan testigos de herbario para las especies no descritas o no identificadas.

Generic and infrageneric names used in this volume

This list accounts for all names of genera, species, and infraspecific taxa mentioned in this volume. Family affiliation (and subfamily, in the case of Fabaceae) is indicated [in square brackets[4]] for generic names; authorities are given for infrageneric names. Herbarium vouchers are cited for undescribed or unidentified species.

Abarema [Fabaceae[d]: Mimosoideae]
  barbouriana (Standl.) Barneby & J. W. Grimes
Abatia [Flacourtiaceae[d]]
  parviflora Ruiz & Pav.
Abutilon [Malvaceae[d]]
  giganteum (Jacq.) Sweet
  striatum Dicks. *ex* Lindl.
Acacia [Fabaceae[d]: Mimosoideae]
  angustissima (Mill.) Kuntze
  centralis (Britton & Rose) Lundell
  collinsii Saff.
  farnesiana (L.) Willd.
  guanacastensis (H. D. Clarke, Seigler & Ebinger) Ebinger, Seigler & H. D. Clarke
  polyphylla DC.
  riparia Kunth
  ruddiae D. H. Janzen
Acaena [Rosaceae[d]]
  elongata L.
Acalypha [Euphorbiaceae[d]]
  diversifolia Jacq.
Acanthocereus [Cactaceae[d]]
  tetragonus (L.) Hummelinck
Acanthosyris [Santalaceae[d]]
  annonagustata C. Ulloa & P. Jørg.
Acidoton [Euphorbiaceae[d]]
  nicaraguensis (Hemsl.) G. L. Webster
Acnistus [Solanaceae[d]]
  arborescens (L.) Schltdl.
Acoelorraphe [Arecaceae[m]]
  wrightii (Griseb. & H. Wendl.) H. Wendl. *ex* Becc.
Acrocomia [Arecaceae[m]]
  aculeata (Jacq.) Lodd. *ex* Mart.
Acrorchis [Orchidaceae[m]]
Acrostichum [Pteridaceae[p]]
  aureum L.
Actinostemon [Euphorbiaceae[d]]
  caribaeus Griseb.
Adelia [Euphorbiaceae[d]]
  triloba (Müll. Arg.) Hemsl.
Adenophaedra [Euphorbiaceae[d]]
  grandifolia (Klotzsch) Müll. Arg.
Aechmea [Bromeliaceae[m]]
  aquilega (Salisb.) Griseb.
  pittieri Mez
  pubescens Baker
Aegiphila [Verbenaceae[d]]
  cephalophora Standl.
Aeschynomene [Fabaceae[d]: Faboideae]
  sensitiva Sw.
Agave [Agavaceae[m]]
  angustifolia Haw.
  seemanniana hort. *ex* Jacobi
  wercklei F. A. C. Weber *ex* Wercklé
Ageratina [Asteraceae[d]]
  anisochroma (Klatt) R. M. King & H. Rob.
  pichinchensis (Kunth) R. M. King & H. Rob.
Ageratum [Asteraceae[d]]
  conyzoides L.
Agonandra [Opiliaceae[d]]
  macrocarpa L. O. Williams
Agouticarpa [Rubiaceae[d]]
  williamsii (Standl.) C. Persson
Agrostis [Poaceae[m]]
  bacillata Hack.
  subpatens Hitchc.
  tolucensis Kunth
Aiphanes [Arecaceae[m]]
  hirsuta Burret
Aira [Poaceae[m]]
  caryophyllea L.
Albizia [Fabaceae[d]: Mimosoideae]
  adinocephala (Donn. Sm.) Britton & Rose
Alchemilla [Rosaceae[d]]
  procumbens Rose
Alchornea [Euphorbiaceae[d]]
  glandulosa Poepp.
  grandis Benth.
  latifolia Sw.
Alchorneopsis [Euphorbiaceae[d]]
  floribunda (Benth.) Müll. Arg.
Alectra [Scrophulariaceae[d]]
Alfaroa [Juglandaceae[d]]
  costaricensis Standl.
  guanacastensis D. E. Stone
  mexicana D. E. Stone
  williamsii A. R. Molina

[4] Todas son familias de angiospermas, excepto en los siguientes casos: [b] = briófita; [p] = pteridofita; [g] = gimnosperma; [h] = Hymenoptera (insecto). Las familias de angiospermas se especifican como [d] = dicotiledónea o [m] = monocotiledónea.

[4] All are angiosperm families, except as follows: [b] = bryophyte; [p] = pteridophyte; [g] = gymnosperm; [h] = Hymenoptera (insect). Angiosperm families are designated as either [d] = dicot or [m] = monocot.

Alibertia [Rubiaceae[d]]
edulis (Rich.) A. Rich. *ex* DC.
utleyorum (Dwyer) C. M. Taylor
Allamanda [Apocynaceae[d]]
cathartica L.
Allenanthus [Rubiaceae[d]]
erythrocarpus Standl.
Allomarkgrafia [Apocynaceae[d]]
insignis J. F. Morales
Allophylus [Sapindaceae[d]]
psilospermus Radlk.
racemosus Sw.
Allosanthus [Sapindaceae[d]]
trifoliolatus Radlk.
Allosidastrum [Malvaceae[d]]
interruptum (Balb. *ex* DC.) Krapov., Fryxell & D. M. Bates
Alnus [Betulaceae[d]]
acuminata Kunth
Alonsoa [Scrophulariaceae[d]]
meridionalis (L. f.) Kuntze
Alsophila [Cyatheaceae[p]]
erinacea (H. Karst.) D. S. Conant
firma (Baker) D. S. Conant
imrayana (Hook.) D. S. Conant
polystichoides H. Christ
Alstonia [Apocynaceae[d]]
pittieri (Donn. Sm.) A. H. Gentry
Alvaradoa [Simaroubaceae[d]]
amorphoides Liebm.
Alzatea [Alzateaceae[d]]
verticillata Ruiz & Pav.
Amaioua [Rubiaceae[d]]
corymbosa Kunth
Amanoa [Euphorbiaceae[d]]
guianensis Aubl.
Ambrosia [Asteraceae[d]]
peruviana Willd.
Amelanchier [Rosaceae[d]]
denticulata (Kunth) K. Koch
Ampelocera [Ulmaceae[d]]
macrocarpa Forero & A. H. Gentry
Amphipterygium [Anacardiaceae[d]]
adstringens (Schltdl.) Standl.
Amphitecna [Bignoniaceae[d]]
latifolia (Mill.) A. H. Gentry
sessilifolia (Donn. Sm.) L. O. Williams
Amyris [Rutaceae[d]]
balsamifera L.
magnifolia Gómez-Laur. & Q. Jiménez
pinnata Kunth
Anacardium [Anacardiaceae[d]]
excelsum (Bertero & Balb. *ex* Kunth) Skeels
Anaxagorea [Annonaceae[d]]
crassipetala Hemsl.
panamensis Standl.
phaeocarpa Mart.
Andira [Fabaceae[d]: Faboideae]
inermis (W. Wright) Kunth *ex* DC.
Andropogon [Poaceae[m]]
angustatus (J. Presl) Steud.
leucostachyus Kunth
virgatus Desv.
Anemia [Schizaeaceae[p]]
oblongifolia (Cav.) Sw.
Angostura [Rutaceae[d]]
granulosa (Kallunki) Kallunki
Annona [Annonaceae[d]]
amazonica R. E. Fr.
cherimola Mill.
glabra L.
volubilis Lundell
Anoda [Malvaceae[d]]
cristata (L.) Schltdl.
Anthodiscus [Caryocaraceae[d]]
chocoensis Prance
Anthodon [Hippocrateaceae[d]]
Anthopterus [Ericaceae[d]]
costaricensis Luteyn
revolutus (Wilbur & Luteyn) Luteyn
Anthurium [Araceae[m]]
acutangulum Engl.
alticola Croat
antonioanum Croat
bittneri Grayum
chiriquense Standl.
cucullispathum Croat
cuspidatum Mast.
hoffmannii Schott
hornitense Croat
limonense Grayum
longistipitatum Croat
ochranthum K. Koch
salvinii Hemsl.
scandens (Aubl.) Engl.
standleyi Croat & R. A. Baker
Aparisthmium [Euphorbiaceae[d]]
cordatum (Juss.) Baill.
Apeiba [Tiliaceae[d]]
membranacea Spruce *ex* Benth.
Aphelandra [Acanthaceae[d]]
aurantiaca Lindl.
leonardii McDade
scabra (Vahl) Sm.
Apoplanesia [Fabaceae[d]: Faboideae]
paniculata C. Presl
Arachniodes [Dryopteridaceae[p]]
ochropteroides (Baker) Lellinger
Arcytophyllum [Rubiaceae[d]]
lavarum K. Schum.
muticum (Wedd.) Standl.
Ardisia [Myrsinaceae[d]]
calycosa Hemsl.
crassiramea Standl.
fimbrillifera Lundell
opegrapha Oerst.
pleurobotrya Donn. Sm.
quadrata (Lundell) J. F. Morales
revoluta Kunth
Arenaria [Caryophyllaceae[d]]
lanuginosa (Michx.) Rohrb.
Aristida [Poaceae[m]]
ternipes Cav.
Arrabidaea [Bignoniaceae[d]]
patellifera (Schltdl.) Sandwith
verrucosa (Standl.) A. H. Gentry
Arthrostylidium [Poaceae[m]]
judziewiczii Davidse
Aspidosperma [Apocynaceae[d]]
excelsum Benth.
megalocarpon Müll. Arg.
myristicifolium (Markgr.) Woodson
rigidum Rusby
spruceanum Benth. *ex* Müll. Arg.
Asplenium [Aspleniaceae[p]]
barclayanum C. D. Adams
soleirolioides A. R. Sm.
Asplundia [Cyclanthaceae[m]]
uncinata Harling
utilis (Oerst.) Harling
Asterogyne [Arecaceae[m]]
martiana (H. Wendl.) H. Wendl. *ex* Hemsl.
Astrocaryum [Arecaceae[m]]
alatum H. F. Loomis
Astrocasia [Euphorbiaceae[d]]
Astronium [Anacardiaceae[d]]
graveolens Jacq.
Atta [Formicidae[h]]
Attalea [Arecaceae[m]]
rostrata Oerst.
Avicennia [Acanthaceae[d]]
bicolor Standl.
germinans (L.) L.
Axinaea [Melastomataceae[d]]
costaricensis Cogn.
Axonopus [Poaceae[m]]
aureus P. Beauv.
fissifolius (Raddi) Kuhlm.
volcanicus R. W. Pohl
Ayapana [Asteraceae[d]]
amygdalina (Lam.) R. M. King & H. Rob.
Ayenia [Sterculiaceae[d]]
mastatalensis Cristóbal & N. Zamora
micrantha Standl.
Azolla [Salviniaceae[p]]
microphylla Kaulf.

Baccharis [Asteraceae[d]]
pedunculata (Mill.) Cabrera
Bacopa [Scrophulariaceae[d]]
repens (Sw.) Wettst.
Bactris [Arecaceae[m]]
baileyana H. E. Moore
gracilior Burret
herrerana Cascante
hondurensis Standl.
major Jacq.
militaris H. E. Moore
subsp. *militaris*
polystachya Grayum
Bakeridesia [Malvaceae[d]]
vulcanicola (Standl.) D. M. Bates
Balizia [Fabaceae[d]: Mimosoideae]
elegans (Ducke) Barneby &
J. W. Grimes
Banara [Flacourtiaceae[d]]
guianensis Aubl.
Barleria [Acanthaceae[d]]
oenotheroides Dum. Cours.
Barnebydendron [Fabaceae[d]:
Caesalpinioideae]
riedelii (Tul.) J. H. Kirkbr.
Baskervilla [Orchidaceae[m]]
leptantha Dressler
Bathysa [Rubiaceae[d]]
veraguensis Dwyer
Batocarpus [Moraceae[d]]
costaricensis Standl. &
L. O. Williams
Bauhinia [Fabaceae[d]: Caesal-
pinioideae]
ungulata L.
sp. nov.—(*L. Acosta 1659*, INB)
Becquerelia [Cyperaceae[m]]
cymosa Brongn.
Begonia [Begoniaceae[d]]
brevicyma C. DC.
oaxacana A. DC.
parviflora Poepp. & Endl.
Beilschmiedia [Lauraceae[d]]
alloiophylla (Rusby) Kosterm.
brenesii C. K. Allen
curviramea (Meisn.) Kosterm.
immersinervis Sa. Nishida
tilaranensis Sa. Nishida
Benjaminia [Scrophulariaceae[d]]
reflexa (Benth.) D'Arcy
Berberis [Berberidaceae[d]]
nigricans L.
Bergia [Elatinaceae[d]]
Bernardia [Euphorbiaceae[d]]
nicaraguensis Standl. &
L. O. Williams
Bernoullia [Bombacaceae[d]]
flammea Oliv.
Bertiera [Rubiaceae[d]]
angustifolia Benth.
Bidens [Asteraceae[d]]
oerstediana (Benth.) Sherff
reptans (L.) G. Don
Billbergia [Bromeliaceae[m]]
macrolepis L. B. Sm.
Billia [Sapindaceae[d]]
hippocastanum Peyr.
Biophytum [Oxalidaceae[d]]
Blechnum [Blechnaceae[p]]
buchtienii Rosenst.
fragile (Liebm.) C. V. Morton &
Lellinger
serrulatum Rich.
Blepharodon [Asclepiadaceae[d]]
mucronatum (Schltdl.) Decne.
Boerhavia [Nyctaginaceae[d]]
coccinea Mill.
Bomarea [Alstroemeriaceae[m]]
acutifolia (Link & Otto) Herb.
edulis (Tussac) Herb.
obovata Herb.
Bombacopsis [Bombacaceae[d]]
sessilis (Benth.) Pittier
Bonamia [Convolvulaceae[d]]
trichantha Hallier f.
Bourreria [Boraginaceae[d]]
costaricensis (Standl.) A. H. Gentry
litoralis Donn. Sm.
oxyphylla Standl.
Bouvardia [Rubiaceae[d]]
glabra Pol.
longiflora (Cav.) Kunth
Brachionidium [Orchidaceae[m]]
polypodium Luer
Brachistus [Solanaceae[d]]
nelsonii (Fernald) D'Arcy,
J. L. Gentry & Averett
Brassavola [Orchidaceae[m]]
nodosa (L.) Lindl.
Bravaisia [Acanthaceae[d]]
integerrima (Spreng.) Standl.
Brickellia [Asteraceae[d]]
argyrolepis B. L. Rob.
diffusa (Vahl) A. Gray
paniculata (Mill.) B. L. Rob.
Bromelia [Bromeliaceae[m]]
karatas L.
pinguin L.
plumieri (E. Morren) L. B. Sm.
Brosimum [Moraceae[d]]
alicastrum Sw.
guianense (Aubl.) Huber
lactescens (S. Moore) C. C. Berg
utile (Kunth) Oken *ex* J. Presl
Brunellia [Brunelliaceae[d]]
comocladifolia Humb. & Bonpl.
costaricensis Standl.
Buchenavia [Combretaceae[d]]
costaricensis Stace
tetraphylla (Aubl.) R. A. Howard
Buchnera [Scrophulariaceae[d]]
pusilla Kunth
Buddleja [Buddlejaceae[d]]
cordata Kunth
nitida Benth.
Bulbostylis [Cyperaceae[m]]
junciformis (Kunth) C. B. Clarke
juncoides (Vahl) Kük. *ex* Osten
paradoxa (Spreng.) Lindm.
Bunchosia [Malpighiaceae[d]]
macrophylla Rose
Burmannia [Burmanniaceae[m]]
capitata (Walter *ex* J. F. Gmel.)
Mart.
Bursera [Burseraceae[d]]
glabra (Jacq.) Triana & Planch.
graveolens (Kunth) Triana &
Planch.
permollis Standl. & Steyerm.
schlechtendalii Engl.
simaruba (L.) Sarg.
standleyana L. O. Williams &
Cuatrec.
tomentosa (Jacq.) Triana &
Planch.
Byrsonima [Malpighiaceae[d]]
crassifolia (L.) Kunth
herrerae W. R. Anderson
Byttneria [Sterculiaceae[d]]
pescapraeifolia Britton

Cabomba [Cabombaceae[d]]
furcata Schult. & Schult. f.
Caesalpinia [Fabaceae[d]: Caesal-
pinioideae]
bonduc (L.) Roxb.
coriaria (Jacq.) Willd.
eriostachys Benth.
platyloba S. Watson
Caladium [Araceae[m]]
bicolor (Aiton) Vent.
Calathea [Marantaceae[m]]
allenii Woodson
coccinea Standl. & Steyerm.
crotalifera S. Watson
gloriana H. Kenn.
hammelii H. Kenn.
inocephala (Kuntze) H. Kenn. &
Nicolson
leucostachys Hook. f.
lutea (Aubl.) Schult.
vinosa H. Kenn.
Calatola [Icacinaceae[d]]
costaricensis Standl.

Calceolaria [Scrophulariaceae[d]]
irazuensis Donn. Sm.
mexicana Benth.
Calea [Asteraceae[d]]
urticifolia (Mill.) DC.
Calliandra [Fabaceae[d]: Mimosoideae]
calothyrsus Meisn.
rubescens (M. Martens & Galeotti) Standl.
tergemina (L.) Benth.
trinervia Benth.
Calophyllum [Clusiaceae[d]]
brasiliense Cambess.
inophyllum L.
longifolium Willd.
Calycolpus [Myrtaceae[d]]
warszewiczianus O. Berg
Calycophyllum [Rubiaceae[d]]
candidissimum (Vahl) DC.
Calyptrogyne [Arecaceae[m]]
condensata (L. H. Bailey) Wess. Boer
ghiesbreghtiana (Linden & H. Wendl.) H. Wendl.
herrerae Grayum
Campnosperma [Anacardiaceae[d]]
panamense Standl.
Campuloclinium [Asteraceae[d]]
Campyloneurum [Polypodiaceae[p]]
magnificum T. Moore
Canavalia [Fabaceae[d]: Faboideae]
rosea (Sw.) DC.
Canna [Cannaceae[m]]
indica L.
Caperonia [Euphorbiaceae[d]]
castaneifolia (L.) A. St.-Hil.
Capparis [Capparaceae[d]]
amplissima Lam.
cynophallophora L.
filipes Donn. Sm.
frondosa Jacq.
heydeana Donn. Sm.
incana Kunth
indica (L.) Druce
pachaca Kunth
pittieri Standl.
verrucosa Jacq.
Carapa [Meliaceae[d]]
guianensis Aubl.
Carloduvica [Cyclanthaceae[m]]
drudei Mast.
Carpotroche [Flacourtiaceae[d]]
platyptera Pittier
Caryocar [Caryocaraceae[d]]
costaricense Donn. Sm.
Caryodaphnopsis [Lauraceae[d]]
burgeri N. Zamora & Poveda
Caryodendron [Euphorbiaceae[d]]
angustifolium Standl.
Casearia [Flacourtiaceae[d]]
aculeata Jacq.
arborea (Rich.) Urb.
corymbosa Kunth
praecox Griseb.
tacanensis Lundell
Casimirella [Icacinaceae[d]]
ampla (Miers) R. A. Howard
Casimiroa [Rutaceae[d]]
sapota Oerst.
Cassia [Fabaceae[d]: Caesalpinioideae]
moschata Kunth
Cassytha [Lauraceae[d]]
Castilla [Moraceae[d]]
elastica Sessé
tunu Hemsl.
Castilleja [Scrophulariaceae[d]]
arvensis Schltdl. & Cham.
irasuensis Oerst.
talamancensis N. H. Holmgren
Catopsis [Bromeliaceae[m]]
hahnii Baker
Cavendishia [Ericaceae[d]]
axillaris A. C. Sm.
bracteata (Ruiz & Pav. *ex* J. St.-Hil.) Hoerold
callista Donn. Sm.
capitulata Donn. Sm.
chiriquensis A. C. Sm.
limonensis Luteyn
Cayaponia [Cucurbitaceae[d]]
longiloba A. K. Monro
racemosa (Mill.) Cogn.
sessiliflora Wunderlin
Cecropia [Cecropiaceae[d]]
obtusifolia Bertol.
peltata L.
pittieri B. L. Rob.
polyphlebia Donn. Sm.
Cedrela [Meliaceae[d]]
salvadorensis Standl.
tonduzii C. DC.
Ceiba [Bombacaceae[d]]
aesculifolia (Kunth) Britten & Baker f.
pentandra (L.) Gaertn.
rosea (Seem.) K. Schum.
Celastrus [Celastraceae[d]]
vulcanicola Donn. Sm.
Celtis [Ulmaceae[d]]
iguanaea (Jacq.) Sarg.
Centaurium [Gentianaceae[d]]
brachycalyx Standl. & L. O. Williams
Centropogon [Campanulaceae[d]]
costaricae (Vatke) McVaugh
granulosus C. Presl
gutierrezii (Planch. & Oerst.) E. Wimm.
Centrosema [Fabaceae[d]: Faboideae]
pubescens Benth.
sagittatum (Humb. & Bonpl. *ex* Willd.) Brandegee *ex* L. Riley
Ceratophyllum [Ceratophyllaceae[d]]
muricatum Cham.
Ceratopteris [Pteridaceae[p]]
thalictroides (L.) Brongn.
Cestrum [Solanaceae[d]]
pittieri Francey
tomentosum L. f.
warscewiczii Klotzsch
Chaetium [Poaceae[m]]
bromoides (J. Presl) Benth. *ex* Hemsl.
Chaetolepis [Melastomataceae[d]]
cufodontisii Standl.
Chamaecrista [Fabaceae[d]: Caesalpinioideae]
desvauxii (Collad.) Killip
flexuosa (L.) Greene
kunthiana (Schltdl. & Cham.) H. S. Irwin & Barneby
rotundifolia (Pers.) Greene
Chamaedorea [Arecaceae[m]]
anemophila Hodel
binderi Hodel
costaricana Oerst.
crucensis Hodel
dammeriana Burret
geonomiformis H. Wendl.
incrustata Hodel, G. Herrera & Cascante
parvifolia Burret
pinnatifrons (Jacq.) Oerst.
piscifolia Hodel, G. Herrera & Cascante
rosibeliae Hodel, G. Herrera & Cascante
rossteniorum Hodel, G. Herrera & Cascante
tepejilote Liebm.
Chaunochiton [Olacaceae[d]]
kappleri (Sagot *ex* Engl.) Ducke
Cheilanthes [Pteridaceae[p]]
lendigera (Cav.) Sw.
Cheiloclinium [Hippocrateaceae[d]]
cognatum (Miers) A. C. Sm.
Chiangiodendron [Flacourtiaceae[d]]
mexicanum T. Wendt
Chileranthemum [Acanthaceae[d]]
pyramidatum (Lindau) T. F. Daniel
Chimaphila [Ericaceae[d]]
Chimarrhis [Rubiaceae[d]]
parviflora Standl.

Chiococca [Rubiaceae[d]]
pachyphylla Wernham
Chionolaena [Asteraceae[d]]
costaricensis (G. L. Nesom) G. L. Nesom
Chloris [Poaceae[m]]
paniculata Scribn.
Chloroleucon [Fabaceae[d]: Mimosoideae]
eurycyclum Barneby & J. W. Grimes
Chlorospatha [Araceae[m]]
Chomelia [Rubiaceae[d]]
recordii Standl.
spinosa Jacq.
Chorigyne [Cyclanthaceae[m]]
cylindrica R. Erikss.
pendula (Hammel) R. Erikss.
Christiana [Tiliaceae[d]]
africana DC.
Chromolucuma [Sapotaceae[d]]
rubriflora Ducke
Chrysobalanus [Chrysobalanaceae[d]]
icaco L.
Chrysochlamys [Clusiaceae[d]]
sylvicola (Hammel) Hammel
Chrysophyllum [Sapotaceae[d]]
colombianum (Aubrév.) T. D. Penn.
lucentifolium Cronquist
oliviforme L.
Chusquea [Poaceae[m]]
costaricensis L. G. Clark & March
foliosa L. G. Clark
pittieri Hack.
subtilis Y. Widmer & L. G. Clark
talamancensis Y. Widmer & L. G. Clark
tomentosa Y. Widmer & L. G. Clark
tonduzii Hack.
vulcanalis (Soderstr. & C. E. Calderón) L. G. Clark
Cinchona [Rubiaceae[d]]
pubescens Vahl
Cirsium [Asteraceae[d]]
mexicanum DC.
subcoriaceum (Less.) Sch. Bip.
Cissampelos [Menispermaceae[d]]
pareira L.
Cissus [Vitaceae[d]]
Citharexylum [Verbenaceae[d]]
caudatum L.
Citronella [Icacinaceae[d]]
costaricensis (Donn. Sm.) R. A. Howard
Clarisia [Moraceae[d]]
racemosa Ruiz & Pav.
Clavija [Theophrastaceae[d]]
costaricana Pittier
Cleidion [Euphorbiaceae[d]]
castaneifolium Müll. Arg.
Cleome [Capparaceae[d]]
viridiflora Schreb.
Clethra [Clethraceae[d]]
costaricensis Britton
gelida Standl.
hondurensis Britton
pyrogena Sleumer
Cleyera [Theaceae[d]]
theoides (Sw.) Choisy
Clidemia [Melastomataceae[d]]
sericea D. Don
Clitoria [Fabaceae[d]: Faboideae]
glaberrima Pittier
guianensis (Aubl.) Benth.
pinnata (Pers.) R. H. Sm. & G. P. Lewis
Clowesia [Orchidaceae[m]]
warczewitzii (Lindl. & Paxton) Dodson
Clusia [Clusiaceae[d]]
rotundata Standl.
Clytostoma [Bignoniaceae[d]]
pterocalyx Sprague *ex* Urb.
Cnestidium [Connaraceae[d]]
rufescens Planch.
Cnidoscolus [Euphorbiaceae[d]]
tubulosus (Müll. Arg.) I. M. Johnst.
Cobaea [Polemoniaceae[d]]
minor M. Martens & Galeotti
Coccoloba [Polygonaceae[d]]
guanacastensis W. C. Burger
liportizii Gómez-Laur. & N. Zamora
tuerckheimii Donn. Sm.
uvifera (L.) L.
Cochlospermum [Cochlospermaceae[d]]
vitifolium (Willd.) Spreng.
Cocos [Arecaceae[m]]
nucifera L.
Codonanthe [Gesneriaceae[d]]
Cojoba [Fabaceae[d]: Mimosoideae]
costaricensis Britton & Rose
Cologania [Fabaceae[d]: Faboideae]
broussonetii (Balb.) DC.
Colpothrinax [Arecaceae[m]]
Colubrina [Rhamnaceae[d]]
arborescens (Mill.) Sarg.
glandulosa Perkins
heteroneura (Griseb.) Standl.
spinosa Donn. Sm.
triflora Brongn. *ex* Sweet
Comarostaphylis [Ericaceae[d]]
arbutoides Lindl.
Combretum [Combretaceae[d]]
assimile Eichler
cacoucia Exell
graciliflorum Stace
Conceveiba [Euphorbiaceae[d]]
pleiostemona Donn. Sm.
Conchocarpus [Rutaceae[d]]
nicaraguensis (Standl. & L. O. Williams) Kallunki & Pirani
Condaminea [Rubiaceae[d]]
corymbosa (Ruiz & Pav.) DC.
Connarus [Connaraceae[d]]
costaricensis G. Schellenb.
lentiginosus Brandegee
panamensis Griseb.
Conocarpus [Combretaceae[d]]
erectus L.
Conostegia [Melastomataceae[d]]
macrantha O. Berg *ex* Triana
micrantha Standl.
oerstediana O. Berg *ex* Triana
Convolvulus [Convolvulaceae[d]]
nodiflorus Desr.
Conyza [Asteraceae[d]]
bonariensis (L.) Cronquist
chilensis Spreng.
Copaifera [Fabaceae[d]: Caesalpinioideae]
aromatica Dwyer
camibar Poveda, N. Zamora & P. E. Sánchez
Corchorus [Tiliaceae[d]]
siliquosus L.
Cordia [Boraginaceae[d]]
diversifolia Pav. *ex* A. DC.
eriostigma Pittier
gerascanthus L.
guanacastensis Standl.
linnaei Stearn
panamensis L. Riley
spinescens L.
Coriaria [Coriariaceae[d]]
ruscifolia L.
Cornus [Cornaceae[d]]
disciflora DC.
Corynaea [Balanophoraceae[d]]
crassa Hook. f.
Corynostylis [Violaceae[d]]
arborea (L.) S. F. Blake
Cosmibuena [Rubiaceae[d]]
valerioi (Standl.) C. M. Taylor
Cosmos [Asteraceae[d]]
crithmifolius Kunth
Costus [Costaceae[m]]
barbatus Suess.
montanus Maas
Couepia [Chrysobalanaceae[d]]
platycalyx Cuatrec.
polyandra (Kunth) Rose
Couma [Apocynaceae[d]]
macrocarpa Barb. Rodr.

Couratari [Lecythidaceae[d]]
guianensis Aubl.
scottmorii Prance
Couroupita [Lecythidaceae[d]]
nicaraguarensis DC.
Coursetia [Fabaceae[d]: Faboideae]
elliptica M. Sousa & Rudd
Coussapoa [Cecropiaceae[d]]
Coussarea [Rubiaceae[d]]
duplex C. M. Taylor
hondensis (Standl.) C. M. Taylor & W. C. Burger
Coutarea [Rubiaceae[d]]
hexandra (Jacq.) K. Schum.
Crassula [Crassulaceae[d]]
Crateva [Capparaceae[d]]
palmeri Rose
Cremastosperma [Annonaceae[d]]
sp.—(*Aguilar 467*; INB, MO)
Cremosperma [Gesneriaceae[d]]
Crinum [Amaryllidaceae[m]]
erubescens L. f.
Crocosmia [Iridaceae[m]]
×*crocosmiiflora* (Lemoine *ex* Anonymous) N. E. Br.
Crossoglossa [Orchidaceae[m]]
aurantiilineata Pupulin
Crossopetalum [Celastraceae[d]]
gomezii Lundell
tonduzii (Loes.) Lundell
Crotalaria [Fabaceae[d]: Faboideae]
sagittalis L.
vitellina Ker. Gawl.
Croton [Euphorbiaceae[d]]
argenteus L.
axillaris Müll. Arg.
draco Cham. & Schltdl.
hirtus L'Hér.
hoffmannii Müll. Arg.
mexicanus Müll. Arg.
niveus Jacq.
ortholobus Müll. Arg.
skutchii Standl.
smithianus Croizat
tonduzii Pax
xalapensis Kunth
Crudia [Fabaceae[d]: Caesalpinioideae]
glaberrima (Steud.) J. F. Macbr.
Cryosophila [Arecaceae[m]]
grayumii R. J. Evans
guagara P. H. Allen
warscewiczii (H. Wendl.) Bartlett
Cryptocarya [Lauraceae[d]]
sp.—(*Rivera 1447*; INB, MO)
Cuervea [Hippocrateaceae[d]]
kappleriana (Miq.) A. C. Sm.
Cunila [Lamiaceae[d]]
leucantha Kunth *ex* Schltdl. & Cham.
Cupania [Sapindaceae[d]]
glabra Sw.
macrophylla A. Rich.
rufescens Triana & Planch.
Cuphea [Lythraceae[d]]
appendiculata Benth.
Curarea [Menispermaceae[d]]
cuatrecasasii Barneby & Krukoff
Curatella [Dilleniaceae[d]]
americana L.
Cyathea [Cyatheaceae[p]]
alfonsiana L. D. Gómez
caracasana (Klotzsch) Domin
delgadii Sternb.
mucilagina R. C. Moran
multiflora Sm.
nesiotica (Maxon) Domin
nigripes (C. Chr.) Domin
nodulifera R. C. Moran
notabilis (Maxon) Domin
onusta H. Christ
wendlandii (Kuhn) Domin
Cybianthus [Myrsinaceae[d]]
costaricanus Hemsl.
Cyclanthus [Cyclanthaceae[m]]
bipartitus Poit. *ex* A. Rich.
Cydista [Bignoniaceae[d]]
aequinoctialis (L.) Miers
heterophylla Seibert
Cynometra [Fabaceae[d]: Caesalpinioideae]
bauhiniifolia Benth.
hemitomophylla (Donn. Sm.) Rose
retusa Britton & Rose
Cyperus [Cyperaceae[m]]
giganteus Vahl
tabina Steud. *ex* Boeck.
tenuis Sw.
Cyrtopodium [Orchidaceae[m]]
paniculatum (Ruiz & Pav.) Garay

Dacryodes [Burseraceae[d]]
sp. nov.—(*Aguilar & Schmidt 1066*; INB, MO)
Dahlia [Asteraceae[d]]
imperialis Roezl *ex* Ortgies
Dalbergia [Fabaceae[d]: Faboideae]
brownei (Jacq.) Schinz
calycina Benth.
ecastaphyllum (L.) Taub.
frutescens (Vell.) Britton
monetaria L. f.
retusa Hemsl.
tilarana N. Zamora
Dalea [Fabaceae[d]: Faboideae]
leporina (Aiton) Bullock
Dalechampia [Euphorbiaceae[d]]
burgeriana Gómez-Laur.
Danaea [Marattiaceae[p]]
nodosa (L.) Sm.
wendlandii Rchb. f.
Daphnopsis [Thymelaeaceae[d]]
americana (Mill.) J. R. Johnst.
morii Barringer & Nevling
Davilla [Dilleniaceae[d]]
kunthii A. St.-Hil.
nitida (Vahl) Kubitzki
Decazyx [Rutaceae[d]]
macrophyllus Pittier & S. F. Blake
Declieuxia [Rubiaceae[d]]
fruticosa (Willd. *ex* Roem. & Schult.) Kuntze
Deherainia [Theophrastaceae[d]]
lageniformis Gómez-Laur. & N. Zamora
Dendrobangia [Icacinaceae[d]]
boliviana Rusby
Dendropanax [Araliaceae[d]]
arboreus (L.) Decne. & Planch.
latilobus M. J. Cannon & Cannon
querceti Donn. Sm.
Dendrophthora [Viscaceae[d]]
haberi Kuijt
squamigera (Benth.) Kuntze
Dennstaedtia [Dennstaedtiaceae[p]]
sprucei T. Moore
Deppea [Rubiaceae[d]]
grandiflora Schltdl.
inaequalis Standl. & Steyerm.
Desfontainia [Loganiaceae[d]]
splendens Bonpl.
Desmodium [Fabaceae[d]: Faboideae]
caripense (Kunth) G. Don
distortum (Aubl.) J. F. Macbr.
nicaraguense Oerst.
Desmoncus [Arecaceae[m]]
schippii Burret
Desmopsis [Annonaceae[d]]
heteropetala R. E. Fr.
maxonii Saff.
oerstedii Saff.
Dialium [Fabaceae[d]: Caesalpinioideae]
guianense (Aubl.) Sandwith
Dicella [Malpighiaceae[d]]
Dichaea [Orchidaceae[m]]
sarapiquinsis Folsom
schlechteri Folsom
Dichapetalum [Dichapetalaceae[d]]
morenoi Prance
Dicksonia [Dicksoniaceae[p]]
sellowiana Hook.
Dicliptera [Acanthaceae[d]]
vahliana Nees
Dicranopygium [Cyclanthaceae[m]]
tatica Hammel

Dicraspidia [Tiliaceae[d]]
donnell-smithii Standl.
Didonica [Ericaceae[d]]
Dieffenbachia [Araceae[m]]
longispatha Engl. & K. Krause
oerstedii Schott
Dioclea [Fabaceae[d]: Faboideae]
wilsonii Standl.
Dioscorea [Dioscoreaceae[m]]
composita Hemsl.
davidsei O. Téllez
panamensis R. Knuth
Diospyros [Ebenaceae[d]]
digyna Jacq.
hartmanniana S. Knapp & Whitefoord
panamensis S. Knapp
salicifolia Humb. & Bonpl. *ex* Willd.
Diphysa [Fabaceae[d]: Faboideae]
americana (Mill.) M. Sousa
carthagenensis Jacq.
humilis Oerst.
Diplazium [Woodsiaceae[p]]
myriomerum (H. Christ) Lellinger
Diplostephium [Asteraceae[d]]
costaricense S. F. Blake
Diplotaxis [Brassicaceae[d]]
Dipteryx [Fabaceae[d]: Faboideae]
oleifera Benth.
Discocnide [Urticaceae[d]]
mexicana (Liebm.) Chew
Discophora [Icacinaceae[d]]
guianensis Miers
Disocactus [Cactaceae[d]]
himantocladus (Rol.-Goss.) Kimnach
Disterigma [Ericaceae[d]]
trimerum Wilbur & Luteyn
Doliocarpus [Dilleniaceae[d]]
brevipedicellatus Garcke
dasyanthus Kubitzki
foreroi Aymard
hispidus Standl. & L. O. Williams
Donnellsmithia [Apiaceae[d]]
juncea (Humb. & Bonpl. *ex* Spreng.) Mathias & Constance
Draba [Brassicaceae[d]]
Dracaena [Dracaenaceae[m]]
americana Donn. Sm.
Dracontium [Araceae[m]]
soconuscum Matuda
Dresslerella [Orchidaceae[m]]
stellaris Luer & R. Escobar
Drimys [Winteraceae[d]]
granadensis L. f.
Drosera [Droseraceae[d]]
capillaris Poir.
Dryadella [Orchidaceae[m]]
odontostele Luer
Drymonia [Gesneriaceae[d]]
macrophylla (Oerst.) H. E. Moore
turrialvae Hanst.
Duguetia [Annonaceae[d]]
confusa Maas
panamensis Standl.
Dussia [Fabaceae[d]: Faboideae]
atropurpurea N. Zamora, R. T. Penn. & C. H. Stirt.
macroprophyllata (Donn. Sm.) Harms
Dysopsis [Euphorbiaceae[d]]
glechomoides (Rich.) Müll. Arg.
Dyssodia [Asteraceae[d]]
montana (Benth.) A. Gray

Echeveria [Crassulaceae[d]]
australis Rose
Echinochloa [Poaceae[m]]
polystachya (Kunth) Hitchc.
Echinodorus [Alismataceae[m]]
bolivianus (Rusby) Holm-Niels.
Echinopepon [Cucurbitaceae[d]]
wrightii (A. Gray) S. Watson
Ehretia [Boraginaceae[d]]
latifolia DC.
Eichhornia [Pontederiaceae[m]]
crassipes (Mart.) Solms
Elaeagia [Rubiaceae[d]]
auriculata Hemsl.
glossostipula C. M. Taylor
Elaeis [Arecaceae[m]]
oleifera (Kunth) Cortés
Elaeodendron [Celastraceae[d]]
xylocarpum (Vent.) DC.
Elaeoluma [Sapotaceae[d]]
glabrescens (Mart. & Eichler) Aubrév.
Elaphoglossum [Lomariopsidaceae[p]]
bittneri A. Rojas & Mickel
cocosense Mickel
denudatum (Jenman) Maxon
incognitum A. Rojas
latum (Mickel) Atehortúa *ex* Mickel
nigrosquama A. Rojas & Mickel
reptans A. Rojas
montgomeryi Mickel
Elateriopsis [Cucurbitaceae[d]]
oerstedii (Cogn.) Pittier
Eleocharis [Cyperaceae[m]]
minima Kunth
minutissima Britton
Elvasia [Ochnaceae[d]]
elvasioides (Planch.) Gilg
Endlicheria [Lauraceae[d]]
formosa A. C. Sm.
Enterolobium [Fabaceae[d]: Mimosoideae]
cyclocarpum (Jacq.) Griseb.
schomburgkii (Benth.) Benth.
Epidendrum [Orchidaceae[m]]
cocoënse Hágsater
insulanum Schltr.
jimenezii Hágsater
Epiphyllum [Cactaceae[d]]
cartagense (F. A. C. Weber) Britton & Rose
Equisetum [Equisetaceae[p]]
bogotense Kunth
Erblichia [Turneraceae[d]]
odorata Seem.
Eriochloa [Poaceae[m]]
distachya Kunth
Eriosema [Fabaceae[d]: Faboideae]
crinitum (Kunth) G. Don
diffusum (Kunth) G. Don
Eriosorus [Pteridaceae[p]]
warscewiczii (Mett.) Copel.
Erythrina [Fabaceae[d]: Faboideae]
berteroana Urb.
Erythrochiton [Rutaceae[d]]
gymnanthus Kallunki
Erythroxylum [Erythroxylaceae[d]]
havanense Jacq.
rotundifolium Lunan
Escallonia [Grossulariaceae[d]]
myrtilloides L. f.
Eschweilera [Lecythidaceae[d]]
costaricensis S. A. Mori
integrifolia (Ruiz & Pav. *ex* Miers) R. Knuth
longirachis S. A. Mori
Esenbeckia [Rutaceae[d]]
berlandieri Baill.
pentaphylla (Macfad.) Griseb.
Eugenia [Myrtaceae[d]]
acapulcensis Steud.
biflora (L.) DC.
cartagensis O. Berg
galalonensis (C. Wright *ex* Griseb.) Krug & Urb.
hiraeifolia Standl.
pacifica Benth.
sarapiquensis P. E. Sánchez
siggersii Standl.
teresae J. F. Morales
Euonymus [Celastraceae[d]]
costaricensis Standl.
Euphorbia [Euphorbiaceae[d]]
chiapensis Brandegee
colletioides Benth.
elata Brandegee
hoffmanniana (Klotzsch & Garcke) Boiss.

Euphorbia (cont.)
ocymoidea L.
pulcherrima Willd. *ex* Klotzsch
schlechtendalii Boiss.
Euterpe [Arecaceae[m]]
precatoria Mart.
Evolvulus [Convolvulaceae[d]]
Exostema [Rubiaceae[d]]
mexicanum A. Gray

Faramea [Rubiaceae[d]]
occidentalis (L.) A. Rich.
Ferdinandusa [Rubiaceae[d]]
panamensis Standl. & L. O. Williams
Festuca [Poaceae[m]]
herrerae Davidse
Ficus [Moraceae[d]]
caldasiana Dugand
costaricana (Liebm.) Miq.
insipida Willd.
jimenezii Standl.
obtusifolia Kunth
tuerckheimii Standl.
velutina Humb. & Bonpl. *ex* Willd.
Forchhammeria [Capparaceae[d]]
pallida Liebm.
trifoliata Radlk.
Forestiera [Oleaceae[d]]
cartaginensis Donn. Sm.
Forsteronia [Apocynaceae[d]]
myriantha Donn. Sm.
spicata (Jacq.) G. Mey.
Freziera [Theaceae[d]]
candicans Tul.
forerorum A. H. Gentry
friedrichsthaliana (Szyszył.) Kobuski
grisebachii Krug & Urb.
Fuchsia [Onagraceae[d]]
microphylla Kunth
paniculata Lindl.
Furcraea [Agavaceae[m]]
cabuya Trel.
Fusispermum [Violaceae[d]]
laxiflorum Hekking

Gaiadendron [Loranthaceae[d]]
punctatum (Ruiz & Pav.) G. Don
Gamanthera [Lauraceae[d]]
herrerae van der Werff
Garcinia [Clusiaceae[d]]
macrophylla Mart.
Garrya [Garryaceae[d]]
laurifolia Hartw. *ex* Benth.
Gaultheria [Ericaceae[d]]
erecta Vent.
Gentlea [Myrsinaceae[d]]
austin-smithii (Lundell) Lundell
micranthera (Donn. Sm.) Lundell
Geonoma [Arecaceae[m]]
brenesii Grayum
congesta H. Wendl. *ex* Spruce
cuneata H. Wendl. *ex* Spruce
edulis H. Wendl. *ex* Spruce
interrupta (Ruiz & Pav.) Mart.
monospatha de Nevers
talamancana Grayum
Geranium [Geraniaceae[d]]
guatemalense R. Knuth
Gnetum [Gnetaceae[g]]
leyboldii Tul.
Goethalsia [Tiliaceae[d]]
meiantha (Donn. Sm.) Burret
Gonocalyx [Ericaceae[d]]
almedae Luteyn
megabracteolatus (Wilbur & Luteyn) Luteyn
Gordonia [Theaceae[d]]
brandegeei H. Keng
fruticosa (Schrad.) H. Keng
Gouania [Rhamnaceae[d]]
colombiana Suess.
polygama (Jacq.) Urb.
Grammitis [Grammitidaceae[p]]
Greigia [Bromeliaceae[m]]
columbiana L. B. Sm.
sylvicola Standl.
Grias [Lecythidaceae[d]]
cauliflora L.
Guadua [Poaceae[m]]
amplexifolia J. Presl
Guaiacum [Zygophyllaceae[d]]
sanctum L.
Guapira [Nyctaginaceae[d]]
costaricana (Standl.) Woodson
Guarea [Meliaceae[d]]
glabra Vahl
grandifolia DC.
pyriformis T. D. Penn.
rhopalocarpa Radlk.
Guatteria [Annonaceae[d]]
aeruginosa Standl.
alata Maas & Setten
amplifolia Triana & Planch.
chiriquiensis R. E. Fr.
costaricensis R. E. Fr.
diospyroides Baill.
oliviformis Donn. Sm.
recurvisepala R. E. Fr.
Guazuma [Sterculiaceae[d]]
invira (Willd.) G. Don
ulmifolia Lam.
Guettarda [Rubiaceae[d]]
crispiflora Vahl
macrosperma Donn. Sm.
turrialbana N. Zamora & Poveda
Gunnera [Gunneraceae[d]]
insignis (Oerst.) A. DC.
talamancana H. Weber & L. E. Mora
Gustavia [Lecythidaceae[d]]
brachycarpa Pittier
Guzmania [Bromeliaceae[m]]
patula Mez & Wercklé
scherzeriana Mez
Gymnanthes [Euphorbiaceae[d]]
riparia (Schltdl.) Klotzsch
Gymnopogon [Poaceae[m]]
fastigiatus Nees
Gymnosporia [Celastraceae[d]]
haberiana Hammel
Gyrocarpus [Hernandiaceae[d]]
jatrophifolius Domin

Haematoxylum [Fabaceae[d]: Caesalpinioideae]
brasiletto H. Karst.
Halenia [Gentianaceae[d]]
aquilegiella Standl.
Halophila [Hydrocharitaceae[m]]
baillonis Asch.
Hampea [Malvaceae[d]]
appendiculata (Donn. Sm.) Standl.
Hasseltia [Flacourtiaceae[d]]
floribunda Kunth
Hauya [Onagraceae[d]]
elegans DC.
Havardia [Fabaceae[d]: Mimosoideae]
campylacantha (L. Rico & M. Sousa) Barneby & J. W. Grimes
Hebanthe [Amaranthaceae[d]]
grandiflora (Hook.) Borsch & Pedersen
Hedyosmum [Chloranthaceae[d]]
bonplandianum Kunth
brenesii Standl.
mexicanum C. Cordem.
scaberrimum Standl.
Heisteria [Olacaceae[d]]
concinna Standl.
Heliconia [Heliconiaceae[m]]
latispatha Benth.
Helicteres [Sterculiaceae[d]]
guazumifolia Kunth
Heliotropium [Boraginaceae[d]]
rufipilum (Benth.) I. M. Johnst.
Hemichaena [Scrophulariaceae[d]]
fruticosa Benth.
Henriettella [Melastomataceae[d]]
odorata Markgr.
tuberculosa Donn. Sm.

Hernandia [Hernandiaceae[d]]
didymantha Donn. Sm.
stenura Standl.
Herpetacanthus [Acanthaceae[d]]
stenophyllus Gómez-Laur. & Grayum
Herrania [Sterculiaceae[d]]
Hesperomeles [Rosaceae[d]]
heterophylla (Ruiz & Pav.) Hook.
Heterocondylus [Asteraceae[d]]
vitalbae (DC.) R. M. King & H. Rob.
Heteropterys [Malpighiaceae[d]]
minutiflora Amorim
Hieracium [Asteraceae[d]]
sphagnicola S. F. Blake
Hieronyma [Euphorbiaceae[d]]
alchorneoides Allemão
oblonga (Tul.) Müll. Arg.
Hillia [Rubiaceae[d]]
loranthoides Standl.
palmana Standl.
panamensis Standl.
Hintonia [Rubiaceae[d]]
lumaeana (Baill.) Bullock
Hippocratea [Hippocrateaceae[d]]
volubilis L.
Hippomane [Euphorbiaceae[d]]
mancinella L.
Hippotis [Rubiaceae[d]]
panamensis (Dwyer) C. M. Taylor
Hiraea [Malpighiaceae[d]]
faginea (Sw.) Nied.
reclinata Jacq.
Hirtella [Chrysobalanaceae[d]]
americana L.
guatemalensis Standl.
racemosa Lam.
var. *racemosa*
trichotoma Prance
tubiflora Cuatrec.
Hoffmannia [Rubiaceae[d]]
nesiota Donn. Sm.
piratarum Standl.
Holcus [Poaceae[m]]
lanatus L.
Holodiscus [Rosaceae[d]]
argenteus (L. f.) Maxim.
Homalium [Flacourtiaceae[d]]
Homalomena [Araceae[m]]
erythropus (Schott) Engl.
wendlandii Schott
Huertea [Staphyleaceae[d]]
Humiriastrum [Humiriaceae[d]]
diguense (Cuatrec.) Cuatrec.
Huperzia [Lycopodiaceae[p]]
brachiata (Maxon) Holub
crassa (Humb. & Bonpl. *ex* Willd.) Rothm.
cuneifolia (Hieron.) Holub
myrsinites (Lam.) Trevis.
pittieri (H. Christ) Holub
Hura [Euphorbiaceae[d]]
crepitans L.
Hybanthus [Violaceae[d]]
calceolaria (L.) Schulze-Menz
yucatanensis Millsp.
Hydrangea [Hydrangeaceae[d]]
peruviana Moric. *ex* Ser.
Hydrolea [Hydrophyllaceae[d]]
elatior Schott
spinosa L.
Hymenaea [Fabaceae[d]: Caesalpinioideae]
courbaril L.
Hymenolobium [Fabaceae[d]: Faboideae]
mesoamericanum H. C. Lima
Hymenophyllum [Hymenophyllaceae[p]]
cocosense A. Rojas
Hyospathe [Arecaceae[m]]
elegans Mart.
Hyparrhenia [Poaceae[m]]
rufa (Nees) Stapf
Hyperbaena [Menispermaceae[d]]
eladioana Q. Jiménez
tonduzii Diels
Hypericum [Clusiaceae[d]]
cardonae Cuatrec.
costaricense N. Robson
irazuense Kuntze
Hypoestes [Acanthaceae[d]]
phyllostachya Baker
Hypolepis [Dennstaedtiaceae[p]]
lellingeri A. Rojas
Hypolytrum [Cyperaceae[m]]
amplum Poepp. & Kunth
Hyptis [Lamiaceae[d]]
brachiata Briq.
urticoides Kunth

Ichthyothere [Asteraceae[d]]
Ilex [Aquifoliaceae[d]]
chiriquensis Standl.
guianensis (Aubl.) Kuntze
lamprophylla Standl.
maxima W. J. Hahn
pallida Standl.
skutchii Edwin *ex* T. R. Dudley & W. J. Hahn
vulcanicola Standl.
yurumanguinis Cuatrec.
Indigofera [Fabaceae[d]: Faboideae]
lespedezioides Kunth
Inga [Fabaceae[d]: Mimosoideae]
acrocephala Steud.
barbourii Standl.
bella M. Sousa
bracteifera N. Zamora & T. D. Penn.
canonegrensis N. Zamora & T. D. Penn.
capitata Desv.
ciliata C. Presl
cocleensis Pittier
cylindrica (Vell.) Mart.
densiflora Benth.
exalata T. S. Elias
golfodulcensis N. Zamora
herrerae N. Zamora
jefensis Liesner & D'Arcy
jimenezii N. Zamora
laurina (Sw.) Willd.
leonis N. Zamora
multijuga Benth.
oerstediana Benth.
punctata Willd.
sapindoides Willd.
sierrae Britton & Killip
venusta Standl.
vera Willd.
sp. nov.—(*Zamora 2693*, INB)
Ipomoea [Convolvulaceae[d]]
carnea Jacq.
dumosa (Benth.) L. O. Williams
eremnobrocha D. F. Austin
ophioides Standl. & Steyerm.
pes-caprae (L.) R. Br.
santae-rosae Standl. & Steyerm.
ternifolia Cav.
×*leucantha* Jacq.
Iresine [Amaranthaceae[m]]
nigra Uline & W. L. Bray
Iriartea [Arecaceae[m]]
deltoidea Ruiz & Pav.
Isoëtes [Isoëtaceae[p]]
storkii T. C. Palmer
Itzaea [Convolvulaceae[d]]
sericea (Standl.) Standl. & Steyerm.
Ixora [Rubiaceae[d]]
floribunda (A. Rich.) Griseb.
nicaraguensis Wernham

Jacquemontia [Convolvulaceae[d]]
agrestis (Mart. *ex* Choisy) Meisn.
pentantha (Jacq.) G. Don
Jacquinia [Theophrastaceae[d]]
nervosa C. Presl
Jaegeria [Asteraceae[d]]
hirta (Lag.) Less.
Jamesonia [Pteridaceae[p]]
Jatropha [Euphorbiaceae[d]]
costaricensis G. L. Webster & Poveda

Jessea [Asteraceae[d]]
gunillae B. Nord.
Joosia [Rubiaceae[d]]
umbellifera H. Karst.
Jouvea [Poaceae[m]]
pilosa (J. Presl) Scribn.
Juncus [Juncaceae[m]]
bufonius L.
Jungia [Asteraceae[d]]
ferruginea L. f.
Justicia [Acanthaceae[d]]
angustibracteata Leonard
arborescens Durkee & McDade

Karwinskia [Rhamnaceae[d]]
calderonii Standl.
Kefersteinia [Orchidaceae[m]]
orbicularis Pupulin
Klarobelia [Annonaceae[d]]
stipitata Chatrou
Kohleria [Gesneriaceae[d]]
spicata (Kunth) Oerst.
tubiflora (Cav.) Hanst.
Krameria [Krameriaceae[d]]
ixine Loefl.
Krugiodendron [Rhamnaceae[d]]
acuminatum Gonz. Ram. & Poveda
ferreum (Vahl) Urb.
Kyllinga [Cyperaceae[m]]
nudiceps C. B. Clarke *ex* Standl.

Lacistema [Flacourtiaceae[d]]
aggregatum (P. J. Bergius) Rusby
Lacmellea [Apocynaceae[d]]
zamorae J. F. Morales
Lacunaria [Quiinaceae[d]]
panamensis (Standl.) Standl.
Ladenbergia [Rubiaceae[d]]
brenesii Standl.
sericophylla Standl.
Laestadia [Asteraceae[d]]
costaricensis S. F. Blake
Laetia [Flacourtiaceae[d]]
procera (Poepp.) Eichler
thamnia L.
Lafoensia [Lythraceae[d]]
punicifolia DC.
Laguncularia [Combretaceae[d]]
racemosa (L.) C. F. Gaertn.
Larnax [Solanaceae[d]]
sylvarum (Standl. & C. V. Morton) Sawyer
Lasianthaea [Asteraceae[d]]
fruticosa (L.) K. M. Becker
Lateropora [Ericaceae[d]]
Leandra [Melastomataceae[d]]
subseriata (Naudin) Cogn.
Lecointea [Fabaceae[d]: Faboideae]
amazonica Ducke
Lecythis [Lecythidaceae[d]]
ampla Miers
mesophylla S. A. Mori
Lennea [Fabaceae[d]: Faboideae]
viridiflora Seem.
Lepanthes [Orchidaceae[m]]
cuspidata Luer
dolabriformis Luer
elegans Luer
guardiana Endres *ex* Luer
hamulifera Luer
Lepidobotrys [Lepidobotryaceae[d]]
Leptocoryphium [Poaceae[m]]
lanatum (Kunth) Nees
Liabum [Asteraceae[d]]
bourgeaui Hieron.
Licania [Chrysobalanaceae[d]]
affinis Fritsch
arborea Seem.
belloi Prance
hypoleuca Benth.
jefensis Prance
kallunkiae Prance
micrantha Miq.
operculipetala Standl. & L. O. Williams
riverae Prance
sparsipilis S. F. Blake
stevensii Prance
Licaria [Lauraceae[d]]
caribaea Gómez-Laur. & Cascante
multinervis Holger Kurz
pergamentacea W. C. Burger
sarapiquensis Hammel
Lindackeria [Flacourtiaceae[d]]
laurina C. Presl
Linum [Linaceae[d]]
Lippia [Verbenaceae[d]]
cardiostegia Benth.
graveolens Kunth
myriocephala Schltdl. & Cham.
oxyphyllaria (Donn. Sm.) Standl.
Litsea [Lauraceae[d]]
glaucescens Kunth
Lobelia [Campanulaceae[d]]
irazuensis Planch. & Oerst.
Loeselia [Polemoniaceae[d]]
glandulosa (Cav.) G. Don
Lomariopsis [Lomariopsidaceae[p]]
vestita E. Fourn.
Lonchocarpus [Fabaceae[d]: Faboideae]
calcaratus F. J. Herm.
chiricanus Pittier
cruentus Lundell
densiflorus Benth.
guatemalensis Benth.
heptaphyllus (Poir.) DC.
luteomaculatus Pittier
minimiflorus Donn. Sm.
retiferus Standl. & L. O. Williams
rugosus Benth.
salvadorensis Pittier
Lophanthera [Malpighiaceae[d]]
hammelii W. R. Anderson
Lozanella [Ulmaceae[d]]
enantiophylla (Donn. Sm.) Killip & C. V. Morton
Lubaria [Rutaceae[d]]
aroensis Pittier
Ludwigia [Onagraceae[d]]
helminthorrhiza (Mart.) H. Hara
sedoides (Bonpl.) H. Hara
torulosa (Arn.) H. Hara
Luehea [Tiliaceae[d]]
alternifolia (Mill.) Mabb.
seemannii Triana & Planch.
Lunania [Flacourtiaceae[d]]
parviflora Spruce *ex* Benth.
Lupinus [Fabaceae[d]: Faboideae]
costaricensis D. B. Dunn
valerioi Standl.
Luziola [Poaceae[m]]
fragilis Swallen
Luzula [Juncaceae[m]]
denticulata Liebm.
Lycianthes [Solanaceae[d]]
grandifrons Bitter
Lycopodiella [Lycopodiaceae[p]]
steyermarkii B. Øllg.
Lycopodium [Lycopodiaceae[p]]
Lycoseris [Asteraceae[d]]
grandis Benth.
Lygodium [Schizaeaceae[p]]
volubile Sw.
Lysiloma [Fabaceae[d]: Mimosoideae]
auritum (Schltdl.) Benth.
divaricatum (Jacq.) J. F. Macbr.

Mabea [Euphorbiaceae[d]]
excelsa Standl. & Steyerm.
Machaerium [Fabaceae[d]: Faboideae]
acuminatum Kunth
biovulatum Micheli
falciforme Rudd
kegelii Meisn.
lunatum (L. f.) Ducke
microphyllum (E. Mey.) Standl.
robiniifolium Vogel
Macleania [Ericaceae[d]]
insignis M. Martens & Galeotti
rupestris (Kunth) A. C. Sm.

Maclura [Moraceae[d]]
tinctoria (L.) Steud.
Macoubea [Apocynaceae[d]]
mesoamericana J. F. Morales
Macrocarpaea [Gentianaceae[d]]
valerioi Standl.
Macrocnemum [Rubiaceae[d]]
roseum (Ruiz & Pav.) Wedd.
Macrohasseltia [Flacourtiaceae[d]]
macroterantha (Standl. & L. O. Williams) L. O. Williams
Macrolobium [Fabaceae[d]: Caesalpinioideae]
costaricense W. C. Burger
hartshornii R. S. Cowan
herrerae Zarucchi
Macropharynx [Apocynaceae[d]]
Magnolia [Magnoliaceae[d]]
poasana (Pittier) Dandy
sororum Seibert
Mahonia [Berberidaceae[d]]
paniculata Oerst.
volcania Standl. & Steyerm.
Maianthemum [Convallariaceae[m]]
gigas (Woodson) LaFrankie
Maieta [Melastomataceae[d]]
poeppigii Mart. *ex* Cogn.
Malanea [Rubiaceae[d]]
erecta Seem.
Malaxis [Orchidaceae[m]]
monsviridis Dressler
Malouetia [Apocynaceae[d]]
guatemalensis (Müll. Arg.) Standl.
Malpighia [Malpighiaceae[d]]
glabra L.
stevensii W. R. Anderson
Mandevilla [Apocynaceae[d]]
subsagittata (Ruiz & Pav.) Woodson
veraguasensis (Seem.) Hemsl.
Manekia [Piperaceae[d]]
naranjoana (C. DC.) Callejas
Manettia [Rubiaceae[d]]
microphylla Lorence & Dwyer
Manicaria [Arecaceae[m]]
saccifera Gaertn.
Manihot [Euphorbiaceae[d]]
aesculifolia (Kunth) Pohl
Manilkara [Sapotaceae[d]]
chicle (Pittier) Gilly
spectabilis (Pittier) Standl.
Mansoa [Bignoniaceae[d]]
parvifolia (A. H. Gentry) A. H. Gentry
Mapanea [Cyperaceae[m]]
assimilis T. Koyama
Mappia [Icacinaceae[d]]
racemosa Jacq.
Marcgravia [Marcgraviaceae[d]]
waferi Standl.
Margaritaria [Euphorbiaceae[d]]
nobilis L. f.
Marila [Clusiaceae[d]]
jefensis P. F. Stevens
pluricostata Standl. & L. O. Williams
Maripa [Convolvulaceae[d]]
Marlierea [Myrtaceae[d]]
Marsdenia [Asclepiadaceae[d]]
gualanensis Donn. Sm.
Marsilea [Marsileaceae[p]]
deflexa A. Braun
Martinella [Bignoniaceae[d]]
obovata (Kunth) Bureau & K. Schum.
Martynia [Martyniaceae[d]]
annua L.
Mascagnia [Malpighiaceae[d]]
mesoamericana W. R. Anderson
Matayba [Sapindaceae[d]]
apetala Radlk.
Matisia [Bombacaceae[d]]
bracteolosa Ducke
ochrocalyx K. Schum.
tinamastiana Estrada & Cascante
Matudaea [Hamamelidaceae[d]]
trinervia Lundell
Mauria [Anacardiaceae[d]]
heterophylla Kunth
Maxillaria [Orchidaceae[m]]
acutifolia Lindl.
acutifolia Schltr.
angustissima Ames & C. Schweinf.
mombachoensis A. H. Heller *ex* J. T. Atwood
Mayaca [Mayacaceae[m]]
fluviatilis Aubl.
Mayna [Flacourtiaceae[d]]
odorata Aubl.
Maytenus [Celastraceae[d]]
grisea Lundell
segoviarum Standl. & L. O. Williams
woodsonii Lundell
Melampodium [Asteraceae[d]]
perfoliatum (Cav.) Kunth
Melanthera [Asteraceae[d]]
nivea (L.) Small
Meliosma [Sabiaceae[d]]
allenii Standl. & L. O. Williams
clandestina J. F. Morales
idiopoda S. F. Blake
Melocactus [Cactaceae[d]]
curvispinus Pfeiff.
Melochia [Sterculiaceae[d]]
tomentosa L.
villosa (Mill.) Fawc. & Rendle
Melothria [Cucurbitaceae[d]]
pendula L.
Melpomene [Grammitidaceae[p]]
moniliformis (Lag. *ex* Sw.) A. R. Sm. & R. C. Moran
Mentzelia [Loasaceae[d]]
aspera L.
Meriania [Melastomataceae[d]]
phlomoides (Triana) Almeda
Mesechites [Apocynaceae[d]]
trifidus (Jacq.) Müll. Arg.
Metalepis [Asclepiadaceae[d]]
Metteniusa [Icacinaceae[d]]
tessmanniana (Sleumer) Sleumer
Miconia [Melastomataceae[d]]
affinis DC.
albicans (Sw.) Triana
amplinodis Umaña & Almeda
argentea (Sw.) DC.
chamissois Naudin
chrysophylla (Rich.) Urb.
dolichopoda Naudin
dolichorrhyncha Naudin
hondurensis Donn. Sm.
ibaguensis (Bonpl.) Triana
impetiolaris (Sw.) D. Don *ex* DC.
lacera (Bonpl.) Naudin
lauriformis Naudin
longibracteata Almeda
matthaei Naudin
minutiflora (Bonpl.) DC.
multispicata Naudin
prasina (Sw.) DC.
punctata (Desr.) D. Don *ex* DC.
rubiginosa (Bonpl.) DC.
schlimii Triana
schnellii Wurdack
sparrei Wurdack
stevensiana Almeda
tomentosa (Rich.) D. Don *ex* DC.
tonduzii Cogn.
trinervia (Sw.) D. Don *ex* Loudon
Micranthemum [Scrophulariaceae[d]]
pilosum Ernst
Micropholis [Sapotaceae[d]]
guyanensis (A. DC.) Pierre
venulosa (Mart. & Eichler *ex* Miq.) Pierre
Microtropis [Celastraceae[d]]
occidentalis Loes. *ex* Donn. Sm.
Mikania [Asteraceae[d]]
banisteriae DC.

Mimosa [Fabaceae[d]: Mimosoideae]
albida Humb. & Bonpl. *ex* Willd.
debilis Humb. & Bonpl. *ex* Willd.
myriadenia (Benth.) Benth.
pigra L.
somnians Humb. & Bonpl. *ex* Willd.
tricephala Cham. & Schltdl.
velloziana Mart.
xanthocentra Mart.
Minquartia [Olacaceae[d]]
guianensis Aubl.
Molinadendron [Hamamelidaceae[d]]
guatemalense (Radlk. *ex* Harms) P. K. Endress
Mollinedia [Monimiaceae[d]]
macrophylla J. F. Morales & Q. Jiménez
Monnina [Polygalaceae[d]]
evonymoides Schltdl.
Monochaetum [Melastomataceae[d]]
amabile Almeda
floribundum (Schltdl.) Naudin
vulcanicum Cogn.
Monolena [Melastomataceae[d]]
primuliflora Hook. f.
Monotropa [Ericaceae[d]]
uniflora L.
Monstera [Araceae[m]]
adansonii Schott
Montanoa [Asteraceae[d]]
guatemalensis B. L. Rob. & Greenm.
hibiscifolia Benth.
Montrichardia [Araceae[m]]
arborescens (L.) Schott
Mora [Fabaceae[d]: Caesalpinioideae]
oleifera (Triana *ex* Hemsl.) Ducke
Morella [Myricaceae[d]]
cerifera (L.) Small
Morinda [Rubiaceae[d]]
citrifolia L.
Morisonia [Capparaceae[d]]
americana L.
Mortoniella [Apocynaceae[d]]
pittieri Woodson
Mortoniodendron [Tiliaceae[d]]
pentagonum (Donn. Sm.) Miranda
Morus [Moraceae[d]]
celtidifolia Kunth
insignis Bureau
Moutabea [Polygalaceae[d]]
gentryi T. Wendt
Mucuna [Fabaceae[d]: Faboideae]
sloanei Fawc. & Rendle
Muehlenbeckia [Polygonaceae[d]]
tamnifolia (Kunth) Meisn.
Muellera [Fabaceae[d]: Faboideae]
frutescens (Aubl.) Standl.
Musa [Musaceae[m]]
×*paradisiaca* L.
Myrcianthes [Myrtaceae[d]]
montana (Aubl.) C. Nelson
rhopaloides (Kunth) McVaugh
Myriocarpa [Urticaceae[d]]
longipes Liebm.
Myroxylon [Fabaceae[d]: Faboideae]
balsamum (L.) Harms
Myrrhidendron [Apiaceae[d]]
donnellsmithii J. M. Coult. & Rose
Myrsine [Myrsinaceae[d]]
coriacea (Sw.) R. Br. *ex* Roem. & Schult.
dependens (Ruiz & Pav.) Spreng.
pellucidopunctata Oerst.
pittieri (Mez) Lundell

Najas [Hydrocharitaceae[m]]
guadalupensis (Spreng.) Magnus
Nasa [Loasaceae[d]]
speciosa (Donn. Sm.) Weigend
triphylla (Juss.) Weigend
Naucleopsis [Moraceae[d]]
capirensis C. C. Berg
naga Pittier
ulei (Warb.) Ducke
Nautilocalyx [Gesneriaceae[d]]
Nectandra [Lauraceae[d]]
cufudontisii (O. C. Schmidt) C. K. Allen
hihua (Ruiz & Pav.) Rohwer
martinicensis Mez
reticulata (Ruiz & Pav.) Mez
umbrosa (Kunth) Mez
Neptunia [Fabaceae[d]: Mimosoideae]
natans (L. f.) Druce
plena (L.) Benth.
Nertera [Rubiaceae[d]]
Neurolepis [Poaceae[m]]
pittieri McClure
Newtonia [Fabaceae[d]: Mimosoideae]
suaveolens (Miq.) Brenan
Nicandra [Solanaceae[d]]
physalodes (L.) Gaertn.
Niphogeton [Apiaceae[d]]
chirripoi (Suess.) Mathias & Constance
Nissolia [Fabaceae[d]: Faboideae]
fruticosa Jacq.
Notholaena [Pteridaceae[p]]
Notopleura [Rubiaceae[d]]
capitata C. M. Taylor
pithecobia (Standl.) C. M. Taylor
Nymphaea [Nymphaeaceae[d]]
ampla (Salisb.) DC.
conardii Wiersema
Nymphoides [Menyanthaceae[d]]
indica (L.) Kuntze
Nyssa [Cornaceae[d]]
talamancana Hammel & N. Zamora

Ochroma [Bombacaceae[d]]
pyramidale (Cav. *ex* Lam.) Urb.
Ocotea [Lauraceae[d]]
aurantiodora (Ruiz & Pav.) Mez
austinii C. K. Allen
calophylla Mez
endresiana Mez
gomezii W. C. Burger
klepperae van der Werff
mollicella (S. F. Blake) van der Werff
morae Gómez-Laur.
nicaraguensis Mez
patula van der Werff
praetermissa van der Werff
pullifolia van der Werff
rufescens van der Werff
stenoneura Mez & Pittier
tonduzii Standl.
Odonellia [Convolvulaceae[d]]
hirtiflora (M. Martens & Galeotti) K. R. Robertson
Odontocarya [Menispermaceae[d]]
truncata Standl.
Oeceoclades [Orchidaceae[m]]
Oecopetalum [Icacinaceae[d]]
greenmanii Standl. & Steyerm.
Oenocarpus [Arecaceae[m]]
mapora H. Karst.
Oenothera [Onagraceae[d]]
Olmedia [Moraceae[d]]
aspera Ruiz & Pav.
Omphalea [Euphorbiaceae[d]]
diandra L.
Oncidium [Orchidaceae[m]]
parviflorum L. O. Williams
Onoseris [Asteraceae[d]]
onoseroides (Kunth) B. L. Rob.
Operculina [Convolvulaceae[d]]
pteripes (G. Don) O'Donell
triquetra (Vahl) Hallier f.
Opuntia [Cactaceae[d]]
guatemalensis Britton & Rose
lutea (Rose) D. R. Hunt
Oreomunnea [Juglandaceae[d]]
mexicana (Standl.) J.-F. Leroy
pterocarpa Oerst.
Oreopanax [Araliaceae[d]]
echinops (Schltdl. & Cham.) Decne. & Planch.
nicaraguensis M. J. Cannon & Cannon

Oreopanax (cont.)
xalapensis (Kunth) Decne. & Planch.
Ormosia [Fabaceae[d]: Faboideae]
amazonica Ducke
Ornithocephalus [Orchidaceae[m]]
castelfrancoi Pupulin
Orobanche [Orobanchaceae[d]]
minor L.
Orthopappus [Asteraceae[d]]
angustifolius (Sw.) Gleason
Orthrosanthus [Iridaceae[m]]
chimboracensis (Kunth) Baker
Osa [Rubiaceae[d]]
pulchra (D. R. Simpson) Aiello
Otoba [Myristicaceae[d]]
acuminata (Standl.) A. H. Gentry
novogranatensis Moldenke
Ouratea [Ochnaceae[d]]
lucens (Kunth) Engl.
Oxandra [Annonaceae[d]]
longipetala R. E. Fr.
venezuelana R. E. Fr.

Pachira [Bombacaceae[d]]
aquatica Aubl.
Pacourina [Asteraceae[d]]
Paepalanthus [Eriocaulaceae[m]]
costaricensis Moldenke
dendroides (Kunth) Kunth
pilosus (Kunth) Kunth
Palicourea [Rubiaceae[d]]
copensis (Dwyer) C. M. Taylor
crocea (Sw.) Roem. & Schult.
gomezii C. M. Taylor
guianensis Aubl.
triphylla DC.
Palmorchis [Orchidaceae[m]]
sordida Dressler
Panamanthus [Loranthaceae[d]]
Panicum [Poaceae[m]]
caricoides Nees *ex* Trin.
discrepans Döll
haenkeanum J. Presl
stenodes Griseb.
Panopsis [Proteaceae[d]]
costaricensis Standl.
mucronata Cuatrec.
Parabignonia [Bignoniaceae[d]]
steyermarkii Sandwith
Paradrymonia [Gesneriaceae[d]]
bullata Gómez-Laur. & Chavarría
Paramachaerium [Fabaceae[d]: Faboideae]
gruberi Brizicky
Paratheria [Poaceae[m]]
prostrata Griseb.
Parathesis [Myrsinaceae[d]]
acostensis J. F. Morales
trichogyne Hemsl.
Parinari [Chrysobalanaceae[d]]
excelsa Sabine
parvifolia Sandwith
Parkia [Fabaceae[d]: Mimosoideae]
pendula (Willd.) Benth. *ex* Walp.
Parkinsonia [Fabaceae[d]: Caesalpinioideae]
aculeata L.
Parmentiera [Bignoniaceae[d]]
valerioi Standl.
Paspalum [Poaceae[m]]
boscianum Flüggé
lineare Trin.
minus E. Fourn.
multicaule Poir.
pectinatum Nees *ex* Trin.
standleyi Chase
stellatum Humb. & Bonpl. *ex* Flüggé
Passiflora [Passifloraceae[d]]
adenopoda DC.
lancearia Mast.
tica Gómez-Laur. & L. D. Gómez
vitifolia Kunth
Paullinia [Sapindaceae[d]]
cururu L.
fibrigera Radlk.
tenuifolia Standl. *ex* J. F. Macbr.
Pausandra [Euphorbiaceae[d]]
trianae (Müll. Arg.) Baill.
Pavonia [Malvaceae[d]]
malacophylla (Link & Otto) Garcke
oxyphyllaria Donn. Sm.
Pelliciera [Theaceae[d]]
rhizophorae Planch. & Triana
Peltastes [Apocynaceae[d]]
isthmicus Woodson
Peltogyne [Fabaceae[d]: Caesalpinioideae]
purpurea Pittier
Peltostigma [Rutaceae[d]]
guatemalense (Standl. & Steyerm.) Gereau
pteleoides (Hook.) Walp.
Pennellia [Brassicaceae[d]]
Pentaclethra [Fabaceae[d]: Mimosoideae]
macroloba (Willd.) Kuntze
Pentagonia [Rubiaceae[d]]
costaricensis (Standl.) W. C. Burger & C. M. Taylor
hirsuta Standl.
Pentaplaris [Tiliaceae[d]]
doroteae L. O. Williams & Standl.
Peperomia [Piperaceae[d]]
angustata Kunth
ciliaris C. DC.
hammelii Grayum
ocumarana C. DC.
saintpauliella Grayum
simulans C. DC.
trichomanoides Grayum
ursina Grayum
villarrealii Yunck.
Pera [Euphorbiaceae[d]]
oppositifolia Griseb.
Perebea [Moraceae[d]]
guianensis Aubl.
Pereilema [Poaceae[m]]
crinitum J. Presl
Pereskia [Cactaceae[d]]
lychnidiflora DC.
Peritassa [Hippocrateaceae[d]]
Pernettya [Ericaceae[d]]
prostrata (Cav.) DC.
Perrottetia [Celastraceae[d]]
longistylis Rose
Persea [Lauraceae[d]]
caerulea (Ruiz & Pav.) Mez
pseudofasciculata L. E. Kopp
schiedeana Nees
silvatica van der Werff
vesticula Standl. & Steyerm.
Phaseolus [Fabaceae[d]: Faboideae]
costaricensis Freytag & Debouck
lunatus L.
vulgaris L.
Philodendron [Araceae[m]]
anisotomum Schott
aurantiifolium Schott
burgeri Grayum
dominicalense Croat & Grayum
grayumii Croat
popenoei Standl. & Steyerm.
squamicaule Croat & Grayum
sulcicaule Croat & Grayum
Phragmites [Poaceae[m]]
australis (Cav.) Trin. *ex* Steud.
Phryganocydia [Bignoniaceae[d]]
phellosperma (Hemsl.) Sandwith
Phyla [Verbenaceae[d]]
strigulosa (M. Martens & Galeotti) Moldenke
Phyllanthus [Euphorbiaceae[d]]
anisolobus Müll. Arg.
Phyllonoma [Grossulariaceae[d]]
laticuspis (Turcz.) Engl.
ruscifolia Willd. *ex* Schult.
tenuidens Pittier
Physalis [Solanaceae[d]]
minuta Griggs
Phytolacca [Phytolaccaceae[d]]
rugosa A. Braun & C. D. Bouché
Picramnia [Simaroubaceae[d]]
antidesma Sw.

Picrasma [Simaroubaceae[d]]
excelsa (Sw.) Planch.
Pilocarpus [Rutaceae[d]]
racemosus Vahl
Pimenta [Myrtaceae[d]]
guatemalensis (Lundell) Lundell
Pinguicula [Lentibulariaceae[d]]
Piper [Piperaceae[d]]
flavidum C. DC. & Donn. Sm.
friedrichsthalii C. DC.
guanacostense C. DC.
naranjoanum C. DC.
retalhuleuense Trel. & Standl.
reticulatum L.
Piptadenia [Fabaceae[d]: Mimosoideae]
flava (Spreng. *ex* DC.) Benth.
Piptocoma [Asteraceae[d]]
discolor (Kunth) Pruski
Piriqueta [Turneraceae[d]]
cistoides (L.) Griseb.
Piscidia [Fabaceae[d]: Faboideae]
grandifolia (Donn. Sm.) I. M. Johnst.
Pisonia [Nyctaginaceae[d]]
aculeata L.
silvatica Standl.
Pistia [Araceae[m]]
stratiotes L.
Pitcairnia [Bromeliaceae[m]]
calcicola J. R. Grant & J. F. Morales
heterophylla (Lindl.) Beer
maïdifolia (Decne. *ex* C. Morren) Decne.
megasepala Baker
quesnelioides L. B. Sm.
Pithecellobium [Fabaceae[d]: Mimosoideae]
bipinnatum L. Rico
furcatum Benth.
hymenaeifolium (Humb. & Bonpl. *ex* Willd.) Benth.
johansenii Standl.
Pithecoctenium [Bignoniaceae[d]]
crucigerum (L.) A. H. Gentry
Pittoniotis [Rubiaceae[d]]
trichantha Griseb.
Plantago [Plantaginaceae[d]]
australis Lam.
Platymiscium [Fabaceae[d]: Faboideae]
curuense N. Zamora & Klitg.
parviflorum Benth.
yucatanum Standl.
Platystele [Orchidaceae[m]]
obtecta Luer
Pleiostachya [Marantaceae[m]]
leiostachya (Donn. Sm.) Hammel
Pleodendron [Canellaceae[d]]
sp. nov.—(*Aguilar 6007*, INB)
Pleuropetalum [Amaranthaceae[d]]
sprucei (Hook. f.) Standl.
Pleurothallis [Orchidaceae[m]]
Pleurothyrium [Lauraceae[d]]
guindonii van der Werff
hexaglandulosum van der Werff
oblongum van der Werff
palmanum (Mez & Donn. Sm.) Rohwer
Plinia [Myrtaceae[d]]
cuspidata Gómez-Laur. & Valverde
puriscalensis P. E. Sánchez & Q. Jiménez
salticola McVaugh
Plocosperma [Loganiaceae[d]]
buxifolium Benth.
Plumeria [Apocynaceae[d]]
rubra L.
Podocarpus [Podocarpaceae[g]]
guatemalensis Standl.
oleifolius D. Don
Podopterus [Polygonaceae[d]]
mexicanus Bonpl.
Pogonopus [Rubiaceae[d]]
exsertus (Oerst.) Oerst.
Poikilacanthus [Acanthaceae[d]]
macranthus Lindau
Poiretia [Fabaceae[d]: Faboideae]
punctata (Willd.) Desv.
Polybotrya [Dryopteridaceae[p]]
sorbifolia (Hook.) Mett. *ex* Kuhn
Polygala [Polygalaceae[d]]
costaricensis Chodat
longicaulis Kunth
paniculata L.
timoutoides Chodat
Polygonum [Polygonaceae[d]]
acuminatum Kunth
hispidum Kunth
segetum Kunth
Polypodium [Polypodiaceae[p]]
Polystichum [Dryopteridaceae[p]]
hartwegii (Klotzsch) Hieron.
Pontederia [Pontederiaceae[m]]
sagittata C. Presl
Porcelia [Annonaceae[d]]
magnifructa (Schery) R. E. Fr.
Potalia [Gentianaceae[d]]
amara Aubl.
Poulsenia [Moraceae[d]]
armata (Miq.) Standl.
Pourouma [Cecropiaceae[d]]
bicolor Mart.
minor Benoist
Pouteria [Sapotaceae[d]]
calistophylla (Standl.) Baehni
campechiana (Kunth) Baehni
congestifolia Pilz
cuspidata (A. DC.) Baehni
exfoliata T. D. Penn.
filiformis T. D. Penn.
foveolata T. D. Penn.
glomerata (Miq.) Radlk.
izabalensis (Standl.) Baehni
juruana K. Krause
ramiflora (Mart.) Radlk.
silvestris T. D. Penn.
torta (Mart.) Radlk.
trilocularis Cronquist
triplarifolia P. H. Allen *ex* T. D. Penn.
Povedadaphne [Lauraceae[d]]
quadriporata W. C. Burger
Pradosia [Sapotaceae[d]]
atroviolacea Ducke
Prestoea [Arecaceae[m]]
acuminata (Willd.) H. E. Moore
decurrens (H. Wendl. *ex* Burret) H. E. Moore
Prestonia [Apocynaceae[d]]
hammelii J. F. Morales
mexicana A. DC.
portobellensis (Beurl.) Woodson
trifida (Poepp.) Woodson *ex* Gleason & A. C. Sm.
Prionostemma [Hippocrateaceae[d]]
asperum (Lam.) Miers
Prioria [Fabaceae[d]: Caesalpinioideae]
copaifera Griseb.
Prosopis [Fabaceae[d]: Mimosoideae]
juliflora (Sw.) DC.
Protium [Burseraceae[d]]
Prumnopitys [Podocarpaceae[g]]
standleyi (J. Buchholz & N. E. Gray) de Laub.
Prunus [Rosaceae[d]]
brachybotrya Zucc.
cornifolia Koehne
fortunensis McPherson
Pseudima [Sapindaceae[d]]
costaricense L. O. Williams & P. H. Allen
Pseudobombax [Bombacaceae[d]]
septenatum (Jacq.) Dugand
Pseudolmedia [Moraceae[d]]
mollis Standl.
oxyphyllaria Donn. Sm.
spuria (Sw.) Griseb.
Psidium [Myrtaceae[d]]
guineense Sw.
Psittacanthus [Loranthaceae[d]]
rhynchanthus (Benth.) Kuijt
schiedeanus (Schltdl. & Cham.) Blume

Psychotria [Rubiaceae[d]]
acuminata Benth.
carthagenensis Jacq.
cocosensis C. W. Ham.
deflexa DC.
elata (Sw.) Hammel
glomerulata (Donn. Sm.) Steyerm.
horizontalis Sw.
laselvensis C. W. Ham.
limonensis K. Krause
marginata Sw.
monteverdensis Dwyer & C. W. Ham.
nervosa Sw.
panamensis Standl.
pubescens Sw.
sixaolensis C. W. Ham.
turrubarensis W. C. Burger & Q. Jiménez
viridis Ruiz & Pav.
zevallosii C. M. Taylor
Pteridium [Dennstaedtiaceae[p]]
arachnoideum (Kaulf.) Maxon
Pteris [Pteridaceae[p]]
speciosa Mett. *ex* Kuhn
Pterocarpus [Fabaceae[d]: Faboideae]
hayesii Hemsl.
michelianus N. Zamora
officinalis Jacq.
rohrii Vahl
violaceus Vogel
Pterozonium [Pteridaceae[p]]
brevifrons (A. C. Sm.) Lellinger
Pterygota [Sterculiaceae[d]]
excelsa (Standl. & L. O. Williams) Kosterm.
Puya [Bromeliaceae[m]]
dasylirioides Standl.
floccosa (Linden) E. Morren *ex* Mez

Qualea [Vochysiaceae[d]]
paraensis Ducke
Quararibea [Bombacaceae[d]]
gomeziana W. S. Alverson
parvifolia Standl.
pumila W. S. Alverson
Quassia [Simaroubaceae[d]]
amara L.
Quercus [Fagaceae[d]]
bumelioides Liebm.
cortesii Liebm.
costaricensis Liebm.
oleoides Schltdl. & Cham.
oocarpa Liebm.
Quiina [Quiinaceae[d]]
schippii Standl.

Randia [Rubiaceae[d]]
altiscandens (Ducke) C. M. Taylor
armata (Sw.) DC.
Raphia [Arecaceae[m]]
taedigera (Mart.) Mart.
Raputia [Rutaceae[d]]
Rauvolfia [Apocynaceae[d]]
viridis Willd. *ex* Roem. & Schult.
Ravenia [Rutaceae[d]]
rosea Standl.
Razisea [Acanthaceae[d]]
citrina D. N. Gibson
Recchia [Simaroubaceae[d]]
simplicifolia T. Wendt & E. J. Lott
Rehdera [Verbenaceae[d]]
trinervis (S. F. Blake) Moldenke
Reinhardtia [Arecaceae[m]]
latisecta (H. Wendl.) Burret
Reldia [Gesneriaceae[d]]
Remirea [Cyperaceae[m]]
Rhabdadenia [Apocynaceae[d]]
biflora (Jacq.) Müll. Arg.
Rhamnus [Rhamnaceae[d]]
capraeifolia Schltdl.
oreodendron L. O. Williams
Rhipidocladum [Poaceae[m]]
pittieri (Hack.) McClure
racemiflorum (Steud.) McClure
Rhipsalis [Cactaceae[d]]
micrantha (Kunth) DC.
Rhizophora [Rhizophoraceae[d]]
mangle L.
racemosa G. Mey.
Rhodospatha [Araceae[m]]
moritziana Schott
Rhynchospora [Cyperaceae[m]]
albescens (Miq.) Kük.
armerioides J. Presl & C. Presl
barbata (Vahl) Kunth
brevirostris Griseb.
cabecarae Gómez-Laur.
cephalotes (L.) Vahl
eximia (Nees) Boeck.
filiformis Vahl
globosa (Kunth) Roem. & Schult.
holoschoenoides (Rich.) Herter
pubera (Vahl) Boeck.
tenerrima Nees *ex* Spreng.
Ribes [Grossulariaceae[d]]
Ricinus [Euphorbiaceae[d]]
communis L.
Rinorea [Violaceae[d]]
Robinsonella [Malvaceae[d]]
lindeniana (Turcz.) Rose & Baker
Rochefortia [Boraginaceae[d]]
lundellii Camp *ex* Lundell
Roldana [Asteraceae[d]]

Rollinia [Annonaceae[d]]
mucosa (Jacq.) Baill.
pittieri Saff.
Romanschulzia [Brassicaceae[d]]
Rondeletia [Rubiaceae[d]]
amoena (Planch.) Hemsl.
aspera Standl.
buddleioides Benth.
calycosa Donn. Sm.
Roupala [Proteaceae[d]]
glaberrima Pittier
loranthoides Meisn.
montana Aubl.
Ruagea [Meliaceae[d]]
glabra Triana & Planch.
Rubus [Rosaceae[d]]
glaucus Benth.
irasuensis Liebm.
Rudgea [Rubiaceae[d]]
monofructus Gómez-Laur. & Dwyer
Ruellia [Acanthaceae[d]]
inundata Kunth
nudiflora (Engelm. & A. Gray) Urb.
Rumex [Polygonaceae[d]]
acetosella L.
obtusifolius L.
Ruptiliocarpon [Lepidobotryaceae[d]]
caracolito Hammel & N. Zamora
Ruyschia [Marcgraviaceae[d]]
pavonii G. Don
Ryania [Flacourtiaceae[d]]
speciosa Vahl

Sabal [Arecaceae[m]]
mauritiiformis (H. Karst.) Griseb. & H. Wendl.
Sacoglottis [Humiriaceae[d]]
holdridgei Cuatrec.
trichogyna Cuatrec.
Sageretia [Rhamnaceae[d]]
elegans (Kunth) Brongn.
Sagittaria [Alismataceae[m]]
guayanensis Kunth
rhombifolia Cham.
Sagotia [Euphorbiaceae[d]]
brachysepala (Müll. Arg.) Secco
Salix [Salicaceae[d]]
humboldtiana Willd.
Salvia [Lamiaceae[d]]
costaricensis Oerst.
Salvinia [Salviniaceae[p]]
auriculata Aubl.
minima Baker
Samanea [Fabaceae[d]: Mimosoideae]
saman (Jacq.) Merr.
Sambucus [Caprifoliaceae[d]]
canadensis L.

Sanicula [Apiaceae[d]]
liberta Cham. & Schltdl.
Sapindus [Sapindaceae[d]]
saponaria L.
Sapium [Euphorbiaceae[d]]
glandulosum (L.) Morong
pachystachys K. Schum. & Pittier
Sapranthus [Annonaceae[d]]
viridiflorus G. E. Schatz
Sarcaulus [Sapotaceae[d]]
brasiliensis (A. DC.) Eyma
Sarcinanthus [Cyclanthaceae[m]]
utilis Oerst.
Sarcopera [Marcgraviaceae[d]]
rosulata de Roon & Bedell
Sarcorhachis [Piperaceae[d]]
naranjoana (C. DC.) Trel.
Satyria [Ericaceae[d]]
warscewiczii Klotzsch
Saurauia [Actinidiaceae[d]]
montana Seem.
yasicae Loes.
Sauvagesia [Ochnaceae[d]]
erecta L.
Scaphyglottis [Orchidaceae[m]]
atwoodii Dressler
modesta (Rchb. f.) Schltr.
Schaefferia [Celastraceae[d]]
frutescens Jacq.
Schefflera [Araliaceae[d]]
brenesii A. C. Sm.
morototoni (Aubl.) Maguire, Steyerm. & Frodin
robusta (A. C. Sm.) A. C. Sm.
rodriguesiana Frodin *ex* M. J. Cannon & Cannon
Schizachyrium [Poaceae[m]]
malacostachyum (J. Presl) Nash
sanguineum (Retz.) Alston
Schizolobium [Fabaceae[d]: Caesalpinioideae]
parahyba (Vell.) S. F. Blake
Schoenobiblus [Thymelaeaceae[d]]
Schoenocaulon [Melanthiaceae[m]]
officinale (Schltdl. & Cham.) A. Gray *ex* Benth.
Schoepfia [Olacaceae[d]]
vacciniiflora Planch. *ex* Hemsl.
Schwenckia [Solanaceae[d]]
americana L.
Sciadocephala [Asteraceae[d]]
dressleri R. M. King & H. Rob.
Sciadodendron [Araliaceae[d]]
excelsum Griseb.
Scleria [Cyperaceae[m]]
anceps Liebm.
purdiei C. B. Clarke
Sclerolobium [Fabaceae[d]: Caesalpinioideae]
costaricense N. Zamora & Poveda
Scutellaria [Lamiaceae[d]]
Sebastiania [Euphorbiaceae[d]]
panamensis G. L. Webster
Seguieria [Phytolaccaceae[d]]
aculeata Jacq.
Selaginella [Selaginellaceae[p]]
pallescens (C. Presl) Spring
porelloides (Lam.) Spring
potaroensis Jenman
Selenicereus [Cactaceae[d]]
wercklei (F. A. C. Weber) Britton & Rose
Selysia [Cucurbitaceae[d]]
Semialarium [Hippocrateaceae[d]]
mexicanum (Miers) Mennega
Senecio [Asteraceae[d]]
andicola Turcz.
angustiradiatus T. M. Barkley
arborescens Steetz
copeyensis Greenm.
costaricensis R. M. King
firmipes Greenm.
multivenius Benth.
oerstedianus Benth.
Senna [Fabaceae[d]: Caesalpinioideae]
cajamarcae H. S. Irwin & Barneby
fruticosa (Mill.) H. S. Irwin & Barneby
guatemalensis (Donn. Sm.) H. S. Irwin & Barneby
pilifera (Vogel) H. S. Irwin & Barneby
racemosa (Mill.) H. S. Irwin & Barneby
spinescens (Vogel) H. S. Irwin & Barneby
undulata (Benth.) H. S. Irwin & Barneby
uniflora (Mill.) H. S. Irwin & Barneby
williamsii (Britton & Rose) H. S. Irwin & Barneby
Serjania [Sapindaceae[d]]
grandis Seem.
grosii Schltdl.
lobulata Standl. & Steyerm.
paucidentata DC.
phaseoloides Standl. & Steyerm.
racemosa Schumach.
rhombea Radlk.
Sesbania [Fabaceae[d]: Faboideae]
herbacea (Mill.) McVaugh
Sesuvium [Aizoaceae[d]]
portulacastrum (L.) L.
Setaria [Poaceae[m]]
liebmannii E. Fourn.
vulpiseta (Lam.) Roem. & Schult.
Sida [Malvaceae[d]]
ciliaris L.
linifolia Cav.
urens L.
Sideroxylon [Sapotaceae[d]]
capiri (A. DC.) Pittier
contrerasii (Lundell) T. D. Penn.
portoricense Urb.
stenospermum (Standl.) T. D. Penn.
Sigesbeckia [Asteraceae[d]]
jorullensis Kunth
Simaba [Simaroubaceae[d]]
cedron Planch.
Simarouba [Simaroubaceae[d]]
amara Aubl.
Simira [Rubiaceae[d]]
maxonii (Standl.) Steyerm.
Simsia [Asteraceae[d]]
santarosensis D. M. Spooner
Sipanea [Rubiaceae[d]]
biflora (L. f.) Cham. & Schltdl.
Siparuna [Monimiaceae[d]]
Sloanea [Elaeocarpaceae[d]]
brachytepala Ducke
faginea Standl.
laurifolia (Benth.) Benth.
longipes Ducke
petenensis Standl. & Steyerm.
terniflora (Moç. & Sessé *ex* DC.) Standl.
tuerckheimii Donn. Sm.
zuliaensis Pittier
Smilax [Smilacaceae[m]]
domingensis Willd.
Socratea [Arecaceae[m]]
exorrhiza (Mart.) H. Wendl.
Solandra [Solanaceae[d]]
brachycalyx Kuntze
Solanum [Solanaceae[d]]
campechiense L.
ipomoea Sendtn.
lanceifolium Jacq.
storkii C. V. Morton & Standl.
torvum Sw.
tuberosum L.
Sommera [Rubiaceae[d]]
donnell-smithii Standl.
Sorghastrum [Poaceae[m]]
incompletum (J. Presl) Nash
Sorocea [Moraceae[d]]
cufodontisii W. C. Burger
trophoides W. C. Burger

Spathiphyllum [Araceae[m]]
friedrichsthalii Schott
laeve Engl.
montanum (R. A. Baker) Grayum
Sphagnum [Sphagnaceae[b]]
Sphenoclea [Campanulaceae[d]]
zeylanica Gaertn.
Sphinga [Fabaceae[d]: Mimosoideae]
platyloba (Bertero *ex* DC.) Barneby & J. W. Grimes
Sphyrospermum [Ericaceae[d]]
buxifolium Poepp. & Endl.
ellipticum Sleumer
Spirodela [Lemnaceae[m]]
polyrhiza (L.) Schleid.
Spondias [Anacardiaceae[d]]
purpurea L.
radlkoferi Donn. Sm.
Sporobolus [Poaceae[m]]
cubensis Hitchc.
piliferus (Trin.) Kunth
Stachys [Lamiaceae[d]]
costaricensis Briq.
Stauranthus [Rutaceae[d]]
perforatus Liebm.
Stelis [Orchidaceae[m]]
hammelii Luer
kareniae Luer
Stemmadenia [Apocynaceae[d]]
donnell-smithii (Rose) Woodson
litoralis (Kunth) L. Allorge
simulans J. F. Morales
Stenanona [Annonaceae[d]]
costaricensis R. E. Fr.
panamensis Standl.
Stenocereus [Cactaceae[d]]
aragonii (F. A. C. Weber) Buxb.
Stenosolen [Apocynaceae[d]]
Stenospermation [Araceae[m]]
angustifolium Hemsl.
marantifolium Hemsl.
pteropus Grayum
Stephanopodium [Dichapetalaceae[d]]
costaricense Prance
Sterculia [Sterculiaceae[d]]
apetala (Jacq.) H. Karst.
sp. nov.—(*Zamora et al. 1499*; CR, MO)
Steriphoma [Capparaceae[d]]
paradoxum (Jacq.) Endl.
Stigmatopteris [Dryopteridaceae[p]]
killipiana Lellinger
Stizophyllum [Bignoniaceae[d]]
riparium (Kunth) Sandwith
Streptogyna [Poaceae[m]]
americana C. E. Hubb.
Stromanthe [Marantaceae[m]]
palustris H. Kenn.
Strychnos [Loganiaceae[d]]
brachistantha Standl.
Stryphnodendron [Fabaceae[d]: Mimosoideae]
microstachyum Poepp.
Stylosanthes [Fabaceae[d]: Faboideae]
guianensis (Aubl.) Sw.
humilis Kunth
viscosa (L.) Sw.
Styphnolobium [Fabaceae[d]: Faboideae]
monteviridis M. Sousa & Rudd sp. nov.—(*Q. Jiménez et al. 731*; CR, MO)
Styrax [Styracaceae[d]]
argenteus C. Presl
glabratus Schott
glabrescens Benth.
Swietenia [Meliaceae[d]]
macrophylla King
Symbolanthus [Gentianaceae[d]]
calygonus (Ruiz & Pav.) Griseb.
Symphonia [Clusiaceae[d]]
globulifera L. f.
Symplococarpon [Theaceae[d]]
purpusii (Brandegee) Kobuski
Symplocos [Symplocaceae[d]]
bradei Brandegee
povedae Almeda
serrulata Humb. & Bonpl.
tribracteolata Almeda
Synechanthus [Arecaceae[m]]
fibrosus (H. Wendl.) H. Wendl.
warscewiczianus H. Wendl.
Syngonium [Araceae[m]]
hastiferum (Standl. & L. O. Williams) Croat
wendlandii Schott

Tabebuia [Bignoniaceae[d]]
ochracea (Cham.) Standl.
palustris Hemsl.
rosea (Bertol.) DC.
Tabernaemontana [Apocynaceae[d]]
alba Mill.
Tachia [Gentianaceae[d]]
parviflora Maguire & Weaver
Tachigali [Fabaceae[d]: Caesalpinioideae]
versicolor Standl. & L. O. Williams
Tagetes [Asteraceae[d]]
filifolia Lag.
Talauma [Magnoliaceae[d]]
gloriensis Pittier
Talipariti [Malvaceae[d]]
tiliaceum (L.) Fryxell
Talisia [Sapindaceae[d]]
nervosa Radlk.
Tapirira [Anacardiaceae[d]]
guianensis Aubl.
mexicana Marchand
Tapura [Dichapetalaceae[d]]
guianensis Aubl.
Tecoma [Bignoniaceae[d]]
stans (L.) Juss. *ex* Kunth
Tectaria [Tectariaceae[p]]
mexicana (Fée) C. V. Morton
pilosa (Fée) R. C. Moran
Tephrosia [Fabaceae[d]: Faboideae]
cinerea (L.) Pers.
nitens Benth.
Terminalia [Combretaceae[d]]
bucidoides Standl. & L. O. Williams
catappa L.
oblonga (Ruiz & Pav.) Steud.
Ternstroemia [Theaceae[d]]
multiovulata Gómez-Laur., Q. Jiménez & N. Zamora
tepezapote Schltdl. & Cham.
Tetracera [Dilleniaceae[d]]
hydrophila Triana & Planch.
volubilis L.
Tetramerium [Acanthaceae[d]]
nervosum Nees
Tetranema [Scrophulariaceae[d]]
floribundum Hammel & Grayum
gamboanum Grayum & Hammel
Tetrapterys [Malpighiaceae[d]]
mucronata Cav.
Tetrorchidium [Euphorbiaceae[d]]
euryphyllum Standl.
Thalia [Marantaceae[m]]
geniculata L.
Thalictrum [Ranunculaceae[d]]
lankesteri Standl.
Thelypteris [Thelypteridaceae[p]]
barvae A. R. Sm.
cocos A. R. Sm. & Lellinger
grayumii A. R. Sm.
subscandens A. R. Sm.
Themistoclesia [Ericaceae[d]]
horquetensis Luteyn & Wilbur
Thinouia [Sapindaceae[d]]
myriantha Triana & Planch.
Thouinia [Sapindaceae[d]]
serrata Radlk.
Thouinidium [Sapindaceae[d]]
decandrum (Bonpl.) Radlk.
Thrasya [Poaceae[m]]
hitchcockii Chase

Thrasya (cont.)
petrosa (Trin.) Chase
trinitensis Mez
Tibouchina [Melastomataceae[d]]
bipenicillata (Naudin) Cogn.
longifolia (Vahl) Baill.
Ticodendron [Ticodendraceae[d]]
incognitum Gómez-Laur. & L. D. Gómez
Tillandsia [Bromeliaceae[m]]
anceps G. Lodd.
balbisiana Schult. & Schult. f.
brachycaulos Schltdl.
caput-medusae E. Morren
complanata Benth.
juncea (Ruiz & Pav.) Poir.
monadelpha (E. Morren) Baker
Tococa [Melastomataceae[d]]
guianensis Aubl.
Tocoyena [Rubiaceae[d]]
pittieri (Standl.) Standl.
Tonina [Eriocaulaceae[m]]
fluviatilis Aubl.
Topobea [Melastomataceae[d]]
crassifolia (Almeda) Almeda
Tournefortia [Boraginaceae[d]]
volubilis L.
Tovomita [Clusiaceae[d]]
weddelliana Planch. & Triana
Toxicodendron [Anacardiaceae[d]]
striatum (Ruiz & Pav.) Kuntze
Trachypogon [Poaceae[m]]
plumosus (Humb. & Bonpl. *ex* Willd.) Nees
Tradescantia [Commelinaceae[m]]
petricola J. R. Grant
Tragia [Euphorbiaceae[d]]
correae Huft
Trattinnickia [Burseraceae[d]]
aspera (Standl.) Swart
Trema [Ulmaceae[d]]
integerrima (Beurl.) Standl.
Trichilia [Meliaceae[d]]
americana (Sessé & Moç.) T. D. Penn.
havanensis Jacq.
martiana C. DC.
pleeana (A. Juss.) C. DC.
tuberculata (Triana & Planch.) C. DC.
Trichomanes [Hymenophyllaceae[p]]
kalbreyeri Baker
Trichosalpinx [Orchidaceae[m]]
todziae Luer
Trichospermum [Tiliaceae[d]]
galeottii (Turcz.) Kosterm.
grewiifolium (A. Rich.) Kosterm.
Trichospira [Asteraceae[d]]
verticillata (L.) S. F. Blake
Tridax [Asteraceae[d]]
platyphylla B. L. Rob.
Trifolium [Fabaceae[d]: Faboideae]
dubium Sibth.
repens L.
Trigonia [Trigoniaceae[d]]
laevis Aubl.
rugosa Benth.
Triolena [Melastomataceae[d]]
pumila Umaña & Almeda
spicata (Triana) L. O. Williams
Triplaris [Polygonaceae[d]]
melaenodendron (Bertol.) Standl. & Steyerm.
Tripogandra [Commelinaceae[m]]
amplexicaulis (Klotzsch *ex* C. B. Clarke) Woodson
Trisetum [Poaceae[m]]
tonduzii Hitchc.
Trixis [Asteraceae[d]]
inula Crantz
Trophis [Moraceae[d]]
mexicana (Liebm.) Bureau
Turnera [Turneraceae[d]]
diffusa Willd. *ex* Schult.
ulmifolia L.
Tynanthus [Bignoniaceae[d]]
croatianus A. H. Gentry
Typha [Typhaceae[m]]
domingensis Pers.

Ugni [Myrtaceae[d]]
myricoides (Kunth) O. Berg
Ulmus [Ulmaceae[d]]
mexicana (Liebm.) Planch.
Uncaria [Rubiaceae[d]]
tomentosa (Willd. *ex* Roem. & Schult.) DC.
Uniola [Poaceae[m]]
pittieri Hack.
Unonopsis [Annonaceae[d]]
rufescens (Baill.) R. E. Fr.
stevensii G. E. Schatz
storkii Standl. & L. O. Williams
theobromifolia N. Zamora & Poveda
Uribea [Fabaceae[d]: Faboideae]
tamarindoides Dugand & Romero
Urospatha [Araceae[m]]
grandis Schott
Utricularia [Lentibulariaceae[d]]
foliosa L.
gibba L.
myriocista A. St.-Hil. & Girard
Vaccinium [Ericaceae[d]]
consanguineum Klotzsch
poasanum Donn. Sm.
Valeriana [Valerianaceae[d]]
candolleana Gardner
prionophylla Standl.
urticifolia Kunth
Vallesia [Apocynaceae[d]]
aurantiaca (M. Martens & Galeotti) J. F. Morales
Vantanea [Humiriaceae[d]]
barbourii Standl.
Vatairea [Fabaceae[d]: Faboideae]
lundellii (Standl.) Killip *ex* Record
Verbesina [Asteraceae[d]]
guatemalensis B. L. Rob. & Greenm.
oerstediana Benth.
tapantiana Poveda & Hammel
turbacensis Kunth
Vernonia [Asteraceae[d]]
brachiata Benth.
trifloscula Kunth
Viburnum [Caprifoliaceae[d]]
costaricanum (Oerst.) Hemsl.
stellatotomentosum (Oerst.) Hemsl.
venustum C. V. Morton
Vigna [Fabaceae[d]: Faboideae]
adenantha (G. Mey.) Maréchal, Mascherpa & Stainier
vexillata (L.) A. Rich.
Viguiera [Asteraceae[d]]
cordata (Hook. & Arn.) D'Arcy
Viola [Violaceae[d]]
stipularis Sw.
Virola [Myristicaceae[d]]
koschnyi Warb.
multiflora (Standl.) A. C. Sm.
sebifera Aubl.
surinamensis (Rol. *ex* Rottb.) Warb.
Vismia [Clusiaceae[d]]
baccifera (L.) Triana & Planch.
macrophylla Kunth
Vitex [Verbenaceae[d]]
gaumeri Greenm.
Vitis [Vitaceae[d]]
tiliifolia Humb. & Bonpl. *ex* Roem. & Schult.
Vochysia [Vochysiaceae[d]]
allenii Standl. & L. O. Williams
ferruginea Mart.
guatemalensis Donn. Sm.
megalophylla Stafleu
Vouarana [Sapindaceae[d]]
anomala (Steyerm.) Acev.-Rodr.

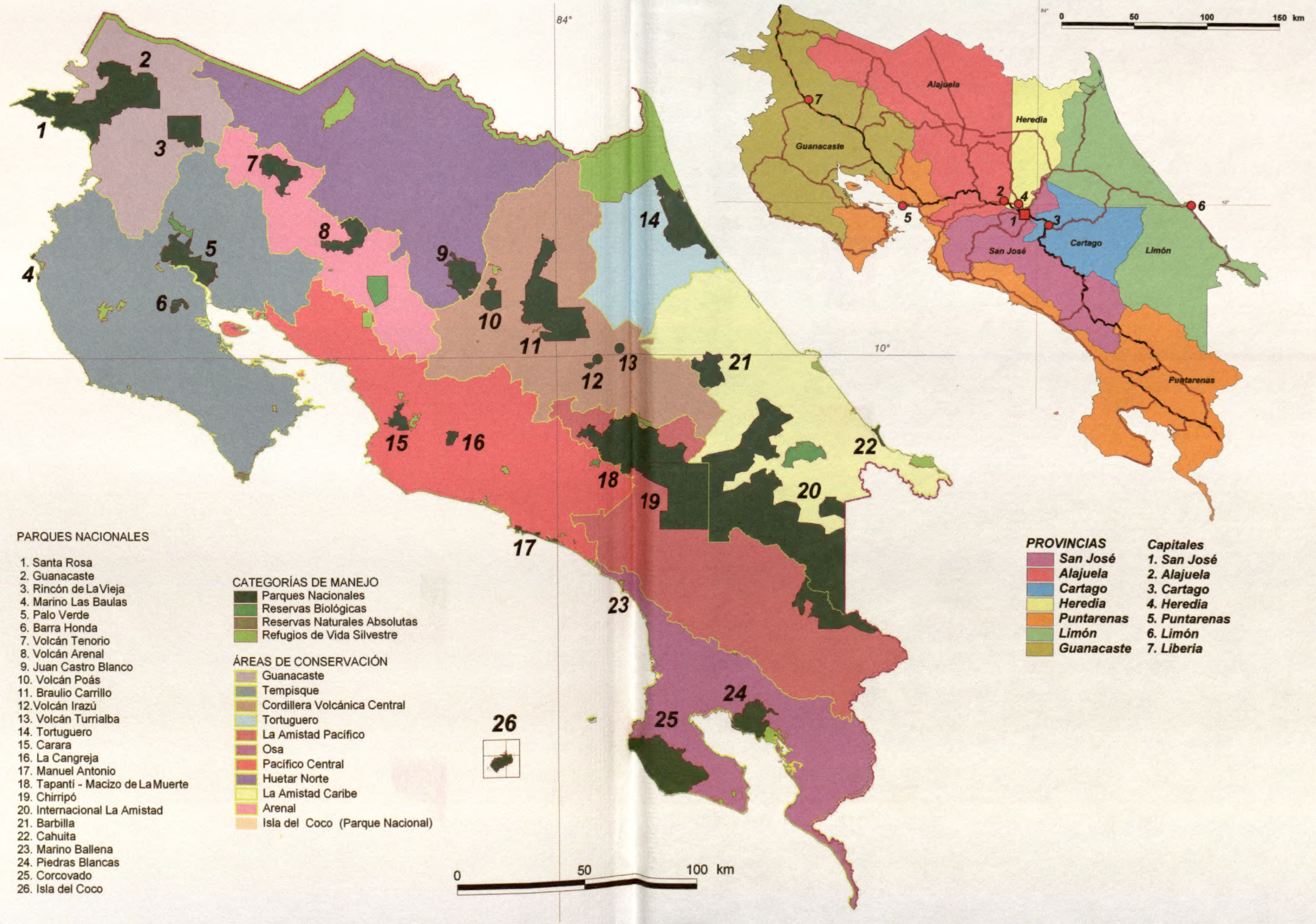
Waltheria [Sterculiaceae[d]]
glomerata C. Presl
indica L.
Warreopsis [Orchidaceae[m]]
Warszewiczia [Rubiaceae[d]]
coccinea (Vahl) Klotzsch
uxpanapensis (Lorence) C. M. Taylor
Weberocereus [Cactaceae[d]]
frohningiorum Ralf Bauer
Websteria [Cyperaceae[m]]
confervoides (Poir.) S. S. Hooper
Weinmannia [Cunoniaceae[d]]
fagaroides Kunth
laurina Kunth
pinnata L.
Welfia [Arecaceae[m]]
regia Mast.
Werauhia [Bromeliaceae[m]]
vulcanicola (J. F. Morales) J. F. Morales
Wercklea [Malvaceae[d]]
insignis Pittier & Standl.
lutea Rolfe
Westoniella [Asteraceae[d]]
Wigandia [Hydrophyllaceae[d]]
urens (Ruiz & Pav.) Kunth
Williamodendron [Lauraceae[d]]
glaucophyllum (van der Werff) Kubitzki & H. G. Richt.
Wimmeria [Celastraceae[d]]
sternii Lundell
Wissadula [Malvaceae[d]]
excelsior (Cav.) C. Presl
Wolffiella [Lemnaceae[m]]
welwitschii (Hegelm.) Monod

Ximenia [Olacaceae[d]]
americana L.
Xylophragma [Bignoniaceae[d]]
seemannianum (Kuntze) Sandwith
sp. nov.—(*Espinoza 250*, INB)
Xylopia [Annonaceae[d]]
aromatica (Lam.) Mart.
frutescens Aubl.
Xylosma [Flacourtiaceae[d]]
intermedia (Seem.) Triana & Planch.
panamensis Turcz.
quichensis Donn. Sm.
Xyris [Xyridaceae[m]]
jupicai Rich.
laxifolia Mart.
nigrescens Kral
subulata Ruiz & Pav.

Yucca [Agavaceae[m]]
guatemalensis hort. *ex* Baker

Zamia [Zamiaceae[g]]
fairchildiana L. D. Gómez
neurophyllidia D. W. Stev.
Zanthoxylum [Rutaceae[d]]
fagara (L.) Sarg.
limoncello Planch. & Oerst.
melanostictum Schltdl. & Cham.
Zapoteca [Fabaceae[d]: Mimosoideae]
costaricensis (Britton & Rose) H. M. Hern.
tetragona (Willd.) H. M. Hern.
Zeugites [Poaceae[m]]
panamensis Swallen
Zinowiewia [Celastraceae[d]]
integerrima (Turcz.) Turcz.
Ziziphus [Rhamnaceae[d]]
chloroxylon (L.) Oliv.
guatemalensis Hemsl.
Zuelania [Flacourtiaceae[d]]
guidonia (Sw.) Britton & Millsp.
Zygia [Fabaceae[d]: Mimosoideae]
brenesii (Standl.) L. Rico
cognata (Schltdl.) Britton & Rose
confusa L. Rico
conzattii (Standl.) Britton & Rose
gigantifoliola (Schery) L. Rico
inaequalis (Humb. & Bonpl. *ex* Willd.) Pittier
latifolia (L.) Fawc. & Rendle
longifolia (Humb. & Bonpl. *ex* Willd.) Britton & Rose
palmana (Standl.) L. Rico
unifoliolata (Benth.) Pittier

Missouri Botanical Garden Library
3 1753 00319 0847



PARQUES NACIONALES

1. Santa Rosa
2. Guanacaste
3. Rincón de La Vieja
4. Marino Las Baulas
5. Palo Verde
6. Barra Honda
7. Volcán Tenorio
8. Volcán Arenal
9. Juan Castro Blanco
10. Volcán Poás
11. Braulio Carrillo
12. Volcán Irazú
13. Volcán Turrialba
14. Tortuguero
15. Carara
16. La Cangreja
17. Manuel Antonio
18. Tapantí - Macizo de La Muerte
19. Chirripó
20. Internacional La Amistad
21. Barbilla
22. Cahuita
23. Marino Ballena
24. Piedras Blancas
25. Corcovado
26. Isla del Coco

CATEGORÍAS DE MANEJO

- Parques Nacionales
- Reservas Biológicas
- Reservas Naturales Absolutas
- Refugios de Vida Silvestre

ÁREAS DE CONSERVACIÓN

- Guanacaste
- Tempisque
- Cordillera Volcánica Central
- Tortuguero
- La Amistad Pacífico
- Osa
- Pacífico Central
- Huetar Norte
- La Amistad Caribe
- Arenal
- Isla del Coco (Parque Nacional)

PROVINCIAS	Capitales
San José	1. San José
Alajuela	2. Alajuela
Cartago	3. Cartago
Heredia	4. Heredia
Puntarenas	5. Puntarenas
Limón	6. Limón
Guanacaste	7. Liberia

The *Manual de plantas de Costa Rica* is a concise, illustrated guide to all of the species of native, naturalized, and commercially cultivated seed plants of this Central American country, which lies between Nicaragua and Panama and is thus centered in isthmian Central America – a biogeographical funnel between South and North America, densely rich in species and geological history. The *Manual* is the first comprehensive Spanish-language account of the Costa Rican flora. The work is presented in a series of volumes; Volume I, a general introduction, is the third to appear.

Volumen I. Introduction

This volume consists of five chapters dealing with the history of botanical exploration in Costa Rica, the physical aspects of the country, the vegetation (its characterization, distribution, and analysis), the botanical novelties discovered during the preceding 15 years, and a detailed description of the layout of the treatment volumes. A complete list of literature cited is included at the end, as well as an appendix to scientific names. Most chapters are illustrated with numerous black-and-white photographs for a total of ca. 90 photos of botanists, habitats, and plants. Eight pages of color plates are also included.

Barry Hammel is curator at the Missouri Botanical Garden. He has worked there since 1984, and at INBio since its beginning in 1989. He lives in Costa Rica. Michael Grayum is curator at the Missouri Botanical Garden where he has worked since 1984. He lived in Costa Rica from 1984 to 1990 and now lives in Missouri. Cecilia Herrera has been the Manual project's assistant since its official beginning in 1987. Nelson Zamora is curator and head of the botany department at INBio, and has also been involved with the Manual project essentially since its beginning.

Missouri Botanical Garden Press
P.O. Box 299
St. Louis, MO 63166-0299
www.mbgpress.org

Jacket design by Gobberdiel Graphic Design, St. Louis, Missouri;
from a concept by Silvia Troyo.
Printed in the U.S.A.

MISSOURI BOTANICAL GARDEN

INBio
Instituto Nacional de Biodiversidad

MUSEO NACIONAL DE COSTA RICA

ISBN 1-930723-24-5 (VOLUMEN I)